АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXII ВЫП. 3
VOLUME XXII FASC. 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1943

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. **Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях,** в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. **Детально история вопроса,** как правило, **излагаться не должна.** Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.—2. Методика и материалы.—3 Описание оригинальных наблюдений или опытов.—4. Обсуждение полученных данных.—5. Выводы в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.—6. Список цитированной литературы.—7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги) на бумаге, допускающей поправку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой — $^1/_2$ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советской энциклопедии. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м^3; см; см^3; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. **Сырой статистический материал не печатается.**

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на $^1/_3$ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914 или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать $^1/_5$ текста всей статьи и по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует **посылать по адрес: Москва, ул. Герцена д. № 6, Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.**

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ТОМ XXII

ВЫПУСК 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ★ 1943

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала, тел. К-1-57-21

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXII 1943 ВЫП. 3

ДЕЗИНТЕГРАЦИЯ И ДЕЗИНТЕГРИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Х. С. КОШТОЯНЦ — чл.-корр. Академии Наук СССР

Всестороннее морфологическое, физиологическое и экологическое изучение растительных и животных организмов на всех стадиях их индивидуального развития раскрыло перед нами сложную картину целостности, или интеграции, живого. В организмах самых разнообразных животных и растений (одноклеточных и многоклеточных), а также у зародышей их в различных стадиях развития существует сложная система морфологических и физиологических признаков, которые обеспечивают названную интеграцию организмов, т. е. являются интегрирующими факторами.

В организмах животных основными интегрирующими факторами являются нервная и гуморальная системы. Нервная система с ее центральным и местным действием обеспечивает всю сложную картину приспособления животных к данной конкретной среде, со всеми вытекающими отсюда последствиями, которые выражаются в специфических для данного вида формах поведения. Кровеносная система, являющаяся, с одной стороны, магистралью для движения химических регуляторов тканевых процессов или гормонов, а с другой — для движения кровяных телец, транспортирующих кислород от органов внешнего обмена газов (легких, жабер и пр.) и питательных веществ от органов пищеварения,— обеспечивает столь необходимый для целостности организма баланс обмена веществ и энергии с внешней средой.

Наряду с процессом интеграции в природе существует также процесс дезинтеграции. Уже в двух противоположных направлениях основного жизненного процесса обмена веществ, именно — ассимиляции и диссимиляции, мы видим элементы как интеграции, так и дезинтеграции в их химическом выражении. Ассимиляторный процесс интегративный, диссимиляторный — дезинтегративный. С хемодинамической стороны процесс ассимиляции характеризуется тем, что при ассимиляции синтезируются вещества с высоким энергетическим потенциалом, в то время как в процессе диссимиляции происходит распад веществ, по преимуществу с выделением потенциальной энергии.

Эти два процесса являются не только взаимно противоположными, но и взаимно связанными процессами. Так, в сложных превращениях, протекающих в клетках организмов, диссимиляторные процессы являются необходимой предпосылкой образования ряда качественно новых химических продуктов, из которых многие, обладая высокой физиологической активностью, являются сами по себе факторами интеграции либо самих клеточных процессов (в порядке каталитической или локальной, гуморальной интеграции), либо в случае организма как целого — в порядке дистантной, гормональной регуляции. Мы рассматриваем в настоящем сообщении понятие интеграции в его физиологической интерпретации, имея в виду физиологические механизмы интеграции животных организмов.

Блестящие работы Сцент-Гьиорги за последние годы показали нам, что продукты диссимиляции, образующиеся в диссимиляторном процессе распада углеводов,— пировиноградная и молочная кислота, претерпев незначительные химические изменения (путем присоединения экстракарбоксильной группы), сами становятся активными участниками каталитических клеточных процессов (так называемая «фумаратная система» Сцент-Гьиорги). Следует рассматривать также с биохимической точки зрения образование различных активаторов, как местных, так и дистантных (гормонов): образуясь в сложных клеточных ассимиляторно-диссимиляторных процессах, они оказывают ведущее влияние на рост и развитие клеток в организмах в целом через воздействие на процесс клеточного обмена веществ.

Однако в процессе химической эволюции организмов возникли вещества, которые, воздействуя на те же самые клеточные процессы обмена, ведут, как правило, не к интеграции организмов, а к их дезинтеграции. Ярким примером этого являются подробно изученные за последнее время фильтрующиеся вирусы. Специфической особенностью фильтрующихся вирусов является та новая, чрезвычайно специфическая форма обмена веществ, которая характеризует эти вещества. Именно благодаря полному выпадению собственного метаболического фактора, т. е. собственной ферментативной системы, фильтрующиеся вирусы, попадая в клетку того или другого поражаемого организма, вызывают клеточные процессы обмена, осуществляемые через ферментативную систему клеток пораженного организма. Не обладая собственной ферментативной системой, белковые тела фильтрующихся вирусов используют сложную ферментативную систему живых клеток в целях синтеза себе подобных белковых тел. Они мобилизуют ферментативную систему и основные химические источники клеток для своих нужд и тем самым разрушают нормальный ход физиологического процесса, поражая по существу дела всю химическую основу жизни клетки. В этом — механизм заболеваний, вызываемых фильтрующимися вирусами, ведущих к полной дезинтеграции поражаемого организма.

Таким образом, фильтрующиеся вирусы могут быть отнесены к категории дезинтегрирующих факторов, осуществляющих свое дезинтегрирующее влияние через нарушение нормального хода ассимиляторно-диссимиляторных процессов клеток организмов. Пример с механизмом действия фильтрующихся вирусов дает нам основание рассматривать заболевания организма, вызываемые и другими патогенными объектами, как пример дезинтеграции организмов.

Мы до настоящего времени еще не успели на языке химии и механики развития расшифровать картину тех или иных заболеваний, однако является очевидным, что так называемые патогенные факторы должны быть отнесены к числу дезинтегрирующих факторов, различным способом действующих на интегрирующие системы, как клеточные, так и дистантные.

Экспериментальная патология накопила немало фактов, с очевидностью показывающих, что так называемые патогенные факторы оказывают действие прежде всего на нервную и кровеносную системы, как на главные интегрирующие системы животных организмов. В ряду токсинов, выделяемых теми или другими болезнетворными агентами, нейротоксинам принадлежит совершенно исключительное место. В качестве примера могут быть приведены столбнячный и дифтерийный токсины. Новейшие физиолого-химические исследования показывают, что названные токсины оказывают непосредственное действие на один из основных химических компонентов сложного процесса действия нервной системы, на ткани, именно — на фермент холинэстеразу. Нормальная каталитическая активность этого фер-

мента необходима для синтеза и распада ацетилхолина, как вещества, принимающего участие в осуществлении влияния нервного импульса. Это антихолинэстеразическое действие токсина патогенных микроорганизмов является следствием длительного исторического процесса взаимной связи и взаимоотношений микроорганизмов и высших организмов, следствием которых является процесс дезинтеграции в результате поражения их первыми.

Особенное развитие дезинтегрирующие факторы получили между организмами в цепи отношений, существующих между *хищником* и *жертвой*, вследствие длительного эволюционного процесса этих взаимоотношений. У хищников (или, шире, у нападающих организмов) выработался целый ряд морфологических, физиологических и химических признаков, которые явились, с одной стороны, у названных животных фактором интеграции, а с другой стороны, одновременно являются факторами, обеспечивающими процесс дезинтеграции тех животных, которые являются объектом нападения, т. е. жертвой. К числу подобных дезинтегрирующих факторов, получивших большое развитие в организме нападающих животных, мы относим различного рода *нейротоксические*, *гемолитические* и *коагулирующие* (вызывающие свертываемость крови) факторы, под действием которых интегрирующие факторы, возникшие в эволюции жертвы, выключаются под влиянием дезинтегрирующих факторов, возникших в эволюции хищника.

Известно, что в сложном комплексе веществ, выделяемых ядовитыми железами того или иного происхождения, у тех или других позвоночных (например у змей) и беспозвоночных животных имеются вещества, вызывающие и паралич нервной системы, и гемолиз эритроцитов, и свертываемость крови. Именно этими путями достигается дезинтеграция организмов, подвергающихся нападению хищников, вследствие чего они делаются доступными для уничтожения.

Особый интерес в свете обсуждаемого вопроса представляют собой нейротоксические факторы ядовитых желез ряда перепончатокрылых насекомых и среди них в особенности у некоторых роющих (например Ammophila camp.) и дорожных ос (например Psammochares fuscus L.). Самки этих ос, как известно, с помощью своего жала вводят яд в главные нервные узлы своей жертвы (личинок совок и пядениц у Ammophila, пауков у Psammochares). Личинки совок, пяденицы и пауки, подвергнутые действию яда названных ос, полностью обездвиживаются, и в них откладываются яйца ос. Замечательно то, что яд не действует на сенсорную и трофическую стороны нервной системы жертвы, и благодаря этому длительно сохраняется без следов автолиза ткань последней. Личинки ос, вышедшие из яиц, в силу этого могут питаться живой тканью жертвы, полностью обездвиженной.

Доказательством сохранения трофической иннервации тканей являются опыты Нильсена (1935), который, вопреки существовавшему ранее мнению, показал, что интенсивность обмена у парализованных ядом хищных насекомых личинок изменяется в очень малой степени по сравнению с нормальными. Устанавливаемая тенденция в сторону понижения интенсивности обмена у парализованных форм выражается в столь малых размерах, что едва ли они могут иметь какое-либо биологическое значение

Главной характеристикой парализованного животного остается его неподвижность. Впервые подробно проведенные Нильсеном гистологические исследования нервных узлов парализованных личинок Eheira cornuta выявили картину глубокой дегенерации ганглиозных клеток. Таким образом, под влиянием нейротоксических факторов яда насекомых происходят такие морфологические и физиологические изменения в узлах, которые ведут к дезинтеграции сложных нервно-

рефлекторных процессов, лежащих в основе двигательной координации личинок. На этом примере мы видим, что, с одной стороны, под влиянием определенных нейротоксических факторов дезинтегрируется целый организм личинки-жертвы; с другой стороны, там же создаются условия для развития новых организмов (личинок нападающего хищника), т. е. для интеграции последних.

Большое место в составе выделений ядовитых желез занимают гемолитические факторы. Для интеграци организма исключительное значение имеет целостность красных кровяных телец. Благодаря последним обеспечивается постоянный приток к тканям кислорода, связываемого гемоглобином этих телец в органах внешнего обмена газов. Данные о молекулярных весах и седиментационной константе различных кровяных пигментов, полученные с применением новейших методов за ряд последних лет (работы Сведберга, Эдейр и др.), показывают в общей форме, что молекулярный вес пигментов, растворенных в крови, во много раз превышает молекулярный вес тех же пигментов, включенных в кровяные тельца.

По данным Сведберга, у ряда червей, у которых гемоглобин растворен в крови, молекулярный вес гемоглобина равен 2 250 000, а седиментационная константа равна 57,1; у тех же червей у которых гемоглобин включен в кровяные тельца, молекулярный вес равен всего лишь 16 000, а седиментационная константа равна 2,1.

Пигмент из группы гемоглобина — эритрокруорин — имеет молекулярный вес, равный 360 000 в том случае, когда он естественно встречается в виде пигмента, растворенного в крови. Тот же пигмент, обнаруживаемый в специальных кровяных тельцах, имеет молекулярный вес, равный 17 000—68 000. Молекулярный вес гемоглобина крови позвоночных животных, у которых, как известно, этот пигмент включен в кровяные тельца, равен в среднем 68 000, а седиментационная константа колеблется между 2,0—4,4. Особенно высокий молекулярный вес и седиментационная константа обнаружены у гемоцианинов различных животных: этот пигмент встречается по преимуществу в растворенном виде. Сведберг и его сотрудники дают следующие цифры для характеристики молекулярного веса гемоцианина различных моллюсков и ракообразных:

гемоцианин	виноградной улитки	5 000 000—6 630 000
»	осьминога	2 000 000
»	мечехвоста	1 300 000
»	омара	640 000
»	лангуста	360 000

Молекулярный вес гемоцианина Busycon canaliculatum доходит почти до 10 млн. (молекулярный вес 9 980 000, седиментационная константа 130,4). Близкий к гемоцианину по типу строения молекулы железосодержащий пигмент гемэритрин имеет, однако, весьма низкий молекулярный вес (68 000—82 000); гемэритрин является пигментом, включенным в кровяные тельца.

Существующие сравнительные данные позволяют нам притти к выводу, имеющему эволюционное значение, именно, что в эволюции кровяных пигментов намечаются два пути: 1) увеличение молекул пигментов до гигантских размеров, и это совпадает с нахождением их в сосудистом русле в растворенном в жидкости виде, и 2) уменьшение молекул пигментов путем включения их в специальные кровяные тельца.

Непосредственное освещение значения этих фактов и выводов дают экспериментальные исследования американца Амберсона и сотрудников, относящиеся к 1934—1935 гг. Этими экспериментами были вскрыты те глубокие коррелятивные отношения, которые связаны с нахождением гемоглобина в кровяных тельцах. У собак

и кошек Амберсон и сотрудники удаляли из сосудистого русла всю кровь и замещали ее соответствующим изотоническим физиологическим раствором, содержащим в достаточном количестве гемоглобин в растворенном состоянии, полученный путем гемолиза из красных кровяных телец тех же животных. Благодаря тщательности экспериментов удалось добиться того, что в течение некоторого периода после перенесенной операции у подопытных животных находились в нормальном состоянии основные физиологические процессы (дыхание, деятельность сердца, рефлексы, движение и т. п.). Однако через короткий срок животные впадали в состояние сна и умирали в этом состоянии. Причина смерти животных, как оказывается, заключается главным образом в том, что гемоглобин, введенный в сосудистое русло, не удерживается в сосудах и выводится из организма мочой. Таким образом, молекулярный вес гемоглобина играет в этом эксперименте решающую роль.

На основании совокупности этих данных мы приходим к следующему выводу: в эволюции животных, вслед за появлением в циркулирующих жидкостях сосудистой системы кровяных пигментов, особенное значение приобретает сохранение этих веществ в сосудистом русле. Сохранение пигмента или, что то́ же самое, предотвращение выхода молекул пигмента через тончайшую стенку сосудов возможно двумя путями: либо путем увеличения молекул пигмента до размеров гигантских (пигменты, растворенные в крови), либо путем включения их в особые кровяные тельца. Из этого следует, что включение гемоглобина в кровяные тельца имеет большое биологическое значение именно для удержания в сосудистом русле гемоглобина с малым молекулярным весом.

В свете приведенных данных по-новому вырисовывается значение выработки гемолизирующих веществ как самим организмом, так в особенности инфицирующими и нападающими организмами. В ядовитых железах многих организмов, в частности змей, среди других веществ вырабатываются гемолизирующие вещества. Гемолизирующие вещества вырабатываются и у ряда патогенных микроорганизмов. Это и понятно, так как путем гемолиза возможно наиболее эффективно поразить врага или пищевую добычу, ибо при этом нарушается одна из наиболее значительных филогенетических координаций, обеспечивающих сохранение в сосудистом русле гемоглобина с его малой величиной молекулы.

Дезинтегрирующее, гемолизирующее действие выражается также в несколько своеобразных формах при распаде эритроцитов в кровяном русле. Как известно, гемолизирующие вещества существуют и в нормальной сыворотке крови животных и играют большую роль в процессе высвобождения гемоглобина из эритроцитов при их отмирании. Дезинтеграция, вызываемая гемолизирующими факторами в онтогенезе эритроцитов в нормальном цикле развития животных, с другой стороны, смыкается с новым химическим процессом интеграционного значения — с образованием желчных пигментов. Известно, что гемоглобин, закончив свое существование в эритроците в качестве кровяного пигмента, не выходит из цикла химических превращений организма, а переходит в другую форму. В сложных процессах ассимиляции первоначально происходит процесс образования закрытого кольца тетрапирола, лежащего в основе молекулы гемоглобина. В дальнейших же превращениях гемоглобина, освобожденного из эритроцитов, при физиологическом гемолизе происходит раскрытие кольца тетрапирола, потеря его связи с железом и образование новых пигментов — ряда желчных пигментов (биливердина, билирубина), которые в свою очередь принимают участие в интеграции организмов на другом его участке.

Чрезвычайно интересно, что в крови зародышей млекопитающих

животных гемолизирующие вещества почти полностью отсутствуют. Их раннее появление могло бы повлечь за собой дезинтеграцию организмов зародышей, но момент появления на свет зародышей, т. е. перехода животных от жизни зародыша к жизни самостоятельной, сопровождается скачкообразными появлениями гемолизирующих веществ, которые ведут к гемолизу избыточного количества эритроцитов, существующих у зародышей, что и проявляется в виде так называемой «желтухи новорожденных».

В составе выделений ядовитых желез многих животных обнаружены также коагулирующие вещества, т. е. вещества, вызывающие свертываемость крови. Не трудно себе представить, какие последствия могут иметь эти дезинтегрирующие факторы. Под влиянием коагулирующих веществ происходит ускорение процесса свертывания крови, образование тромбов, закупорка сосудов и вследствие этого глубокая дезинтеграция организма из-за нарушения нормальной доставки тканям крови со всеми ее элементами (дыхательные и питательные вещества, гормоны и др.).

Вирусы и ядовитые выделения нападающих организмов относятся к группе внешних дезинтегрирующих факторов, но мы различаем и дезинтегрирующие факторы внутреннего порядка. К ним должны быть отнесены явления нарушения интеграции организмов в какой-либо ее части, которые ведут к дезинтеграции целого. Приведем исследованные нами примеры.

Эритроциты взрослых млекопитающих, как правило, лишены ядра,— в этом филогенетическое различие структуры эритроцита млекопитающих от ядерных эритроцитов других позвоночных животных. Физиолого-химические исследования, в том числе и автора и его сотрудников (1938—1942), показывают, что ядерные эритроциты имеют значительно более высокий уровень потребления кислорода, чем безъядерные эритроциты млекопитающих. Последние являются переносчиками кислорода для всех клеток организма и на свои нужды удерживают лишь ничтожное количество кислорода; ядерные эритроциты других животных, выполняя ту же функцию транспортировки кислорода для всех клеток, удерживают на свои нужды значительное количество этого газа. У взрослых млекопитающих одной из сторон филогенетически сложившейся интеграции организмов являются определенные количественные соотношения между потребностью тканевых клеток в кислороде и объемом кислорода, доставляемого красными кровяными тельцами. Теперь представим себе, что в силу тех или других причин нарушается нормальный процесс образования эритроцитов, и они, не получив в органах кроветворения всего цикла развития, появятся в кровяном русле в виде так называемых «юных форм», или ретикулоцитов, содержащих ядра или остатки ядерной субстанции. Это будут клетки, по своей физиологической характеристике обладающие более высокой потребностью в кислороде, и вследствие этого тканевые клетки могут оказаться в худших условиях снабжения необходимым им кислородом. Появление подобного рода эритроцитов с ядрами в организме млекопитающих (одной из характеристик интеграции которых являются безъядерные эритроциты) влечет за собой дезинтеграцию организмов, что может выразиться в ряде тяжелых заболеваний. Наиболее злостным из них является злокачественная анемия. Могут быть приведены и другие примеры влияния дезинтегрирующих факторов внутреннего порядка, следствием которых являются болезнь и смерть организмов.

[1] При различного рода заболеваниях, и в особенности при механических нарушениях целостности организмов (например, потеря органов при ранениях или после операций), как справедливо указывает П. К. Анохин, имеют место процессы установления новых интеграционных отношений, или так называемая реинтеграция. Но этих явлений мы не касаемся.

Подводя итоги всему вышеизложенному, можно сделать следующие выводы о значении этих процессов в эволюции.

В эволюции организмов мы видим постоянные взаимоотношения между двумя основными биологическими процессами — интеграции и дезинтеграции. Их частным выражением являются взаимоотношения между организмом нападающим и организмом-жертвой, а также инфекционные болезни и смерть организмов. Дезинтеграция организмов начинается с выпадения основных интегрирующих факторов животных организмов, каковыми являются нервная и кровеносная (гуморальная) системы. К таким факторам относятся нейротоксические, гемолитические и коагулирующие (кровь) вещества, как правило, в той или иной форме или количествах обнаруживаемые в выделениях ядовитых желез нападающих животных, в токсинах инфекционных микроорганизмов и т. п. Эти вещества объединяются под названием дезинтегрирующих факторов, которые через нарушение интеграции жертвы нападения обеспечивают интеграцию организма, выделяющего эти вещества.

Смерть организмов начинается с выпадения основных интегрирующих факторов (нервной и кровеносной систем). Полный распад сложного химического состава организма является крайним выражением дезинтеграции индивидуумов и одностороннего диссимиляторного процесса. Но в великом потоке круговорота веществ и энергии целая серия синтезирующих, ассимиляторных процессов (фото- и хемосинтез) вовлекает вещества дезинтегрированного организма во все новые и новые интегрированные системы.

Литература

1. Nielsen E. T., Über den Stoffwechsel der von Grabwespen paralysierten Tiere (отд. оттиск), Kbenhavn, 1935.—2. Коштоянц Х. С., Основы сравнительной физиологии. Изд. АН СССР, 1940.—3. Коштоянц Х. С., Проблема развития в области физиологии. Изв. АН СССР (сер. биол.), № 2, 1941.

DESINTEGRATION AND DESINTEGRATIVE FACTORS IN THE PROCESS OF EVOLUTION

By CH. S. KOSHTOJANZ

SUMMARY

There is a continual interaction in the process of evolution of two basic biological phaenomena those of integration and desintegration. They manifest themselves in the interaction of predators and the prey, in infectious diseases and death.

The integration starts with the dropping out of basic integrative factors of animal body such as the nerval and blood circulatory system. Here belong also such factors as neurotoxic, haemolytic and blood coagulative substances, which usually are present in various forms and quantities in the secretion of poisonous glands of predators, in toxins of infectious organisms. These substances representing these desintegration factors affect the integration of the prey and at the same time guarantee the integration of the predator's organism, The death of the organisms beginns with the dropping out of basic integration factors (nervous and blood circulation system). A complete destruction is the final expression of the organism desintegration and of the dissimilation process going in one direction. At the same time a series of synthetizing and assimilation process (photo and chaemosynthesis) take part in the great circulation of energy and matter which involve the desintegrated substances of the organism into new integration systems.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXII 1943 ВЫП. 3

АКТИВНОСТЬ НАПАДЕНИЯ КОМАРОВ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ И ЕЕ СУТОЧНЫЙ РИТМ

Д. И. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ, Н. Г. БРЕГЕТОВА, А. С. МОНЧАДСКИЙ

Из Зоологического института и Таджикского филиала Академии Наук СССР (директор института и представитель президиума филиала акад. Е. Н. Павловский) и Отдела энтомологии (зав. проф. А. С. Мончадский) Института малярии и медицинской паразитологии Наркомздрава Тадж. ССР (директор проф. Л. И. Лейзерман)

1. Введение



Испытание отпугивающих веществ для защиты людей от нападения комаров при помощи защитных сеток, предложенных академиком Е. Н. Павловским, требовало проведения параллельных контрольных учетов нападающих в естественных условиях на человека комаров и других кровососов. Эффективность действия сеток могла быть точно оценена только путем сравнения численности комаров, нападавших при одних и тех же условиях на защищенного и не защищенного сеткой человека.

Полученные результаты контрольных учетов, помимо указанного вспомогательного значения, имели также большой самостоятельный интерес как материал по активности нападения комаров в разное время и при различных внешних условиях. Изложению результатов обработки этого материала и посвящено настоящее сообщение. Оно рассматривается нами как предварительное, потому что охватывает лишь незначительную часть сезона активности комаров и, соответственно, малое число доминировавших в то время видов. В 1943 г. эту работу предполагается продолжить в течение более длительного срока, что даст возможность проверить и расширить изложенные ниже данные и сделанные из них выводы.

Авторы благодарят лаборанта А. Н. Ухину, энергия и трудовой энтузиазм которой способствовали успешному выполнению работы.

2. Материал и методика

Работа проводилась с 16 августа по 8 сентября 1942 г. в юго-западной части Джиликульского района, Сталинабадской области, Таджикской ССР, в урочище «Старая пристань», расположенном на левом, пойменном берегу нижнего течения р. Вахш, на территории базы заповедника «Тигровая балка».

Точка проведения контрольных учетов находилась на границе пойменной террасы, среди густых зарослей джиды и тополя, на специально расчищенной от кустарника и травы небольшой площадке, в 25—30 м от помещения лаборатории.

Учеты проводились при помощи учетного колокола. Методика учетов заключалась в быстром накрывании колоколом сидящего неподвижно человека, который потом при помощи эксгаустера вылавливает из-под колокола всех пойманных кровососов. Одновременно с учетом, при помощи психрометра Ассмана, измерялись температура и относительная влажность воздуха; при помощи анемометра измерялась скорость ветра и по барометру-анероиду отмечалось атмосферное давление; облачность и освещенность оценивались на-глаз. Методика проведения учетов описана (см. Мончадский и Радзиловская, в печати), поэтому на ее

деталях мы останавливаться не будем. Существенным ее расширением в этом году было проведение впервые в широких масштабах учетов в темноте. Для этого после опускания колокола туда быстрым движением подавался фонарь «летучая мышь», при свете которого и производился вылов пойманных кровососов. Чтобы во время экспозиции не привлекать к себе кровососов, фонарь до опускания колокола находился в укрытом месте в нескольких десятках метров от учетной площадки, и все манипуляции (подъем колокола перед учетом, завод психрометра, открывание и защелкивание анемометра, опускание колокола) проводились в темноте; отсчет показаний психрометра и анемометра производился после опускания колокола.

За время работы было проведено при помощи учетного колокола 403 учета. Учеты проводились в разное время суток, причем распределялись неравномерно. В периоды утреннего и вечернего максимумов активности и в ограничивающие их периоды ослабления и усиления активности учеты проводились через каждые 30 минут; в периоды ночного и дневного минимумов активности промежутки между учетами увеличивались до одного, двух, а иногда и трех часов. Как правило, учеты следовали друг за другом тем чаще, чем быстрее и значительнее были изменения активности. За время работы четыре раза были проведены учеты непрерывно в течение круглых суток, длившиеся не менее 30 часов.

Общие данные о составе фауны кровососов, нападавших в природе на человека, помещены в табл. 1.

Таблица 1

Состав фауны кровососов

Группа кровососов	С 16/VIII по 27/VIII (198 учетов)		С 28/VIII по 8/IX (205 учетов)		За весь период	
	абс. колич.	в %	абс. колич.	в %	абс. колич.	в %
Комары	2 557	95,1	565	85,99	3 122	93,3
Москиты	6	0,23	0	0	6	0,18
Мокрецы	78	2,9	23	3,50	101	3,01
Мошки	1	0,03	0	0	1	0,03
Слепни	10	0,37	7	0,94	17	0,50
Жигалки	37	1,37	63	9,57	100	2,98
Итого	2 689	100	658	100	3 347	100
	Среднее количество за 1 учет					
Всех кровососов	13,5		3,5		8,3	
Из них комаров	12,9		2,8		7,7	

Период работы приходился на переход лета к осени. В это время абсолютное численное преобладание имели комары; москиты и мошки практически уже отсутствовали, мокрецы и слепни встречались в очень малых количествах, а жигалки, как следовало ожидать, в это время увеличивались в численности.

Обращает на себя внимание резкое различие в численности нападавших кровососов между первой и второй половинами периода работы, с переломом, падающим на ночь с 27 на 28 августа. Общая численность нападавших кровососов после этого снизилась более чем в 4 раза. Это снижение активности объясняется тем, что начиная с этой ночи наступило заметное похолодание. Если за время с 16 по 27 августа температура первой половины ночи колебалась между 15 и 12° и к 7 часам утра не опускалась ниже 8,5°, то, начиная с 28 августа за соответствующий период мы имели 13—11,5°, с утренним понижением до 6,5°. Таким образом, наступившее осеннее похолодание сразу же вызвало резкое снижение активности нападения кровососов, но, судя по тому, что и в более теплое время дня их численность начиная с 28 августа резко упала, необходимо считать, что наступившее похолодание не только оказало угнетающее действие на активность нападения кровососов в ночное время, но и вызвало гибель значительного их количества.

Комары, как уже указывалось, численно преобладали в комплексе нападавших кровососов. В табл. 2 представлены сравнительные данные по видовому и половому составу комаров и количественному соотношению между отдельными видами. Материалы по учетам в природе получены при помощи учетного колокола, а по хлеву (место дневки) и жилому помещению — путем сплошных выловов. Все три точки отстояли друг от друга на расстоянии, не превышающем 20—30 м.

Таблица 2

Видовой и половой состав комаров

Вид комаров	Место учета											
	Учеты в природе				Хлев				Жилое помещение			
	самки		самцы		самки		самцы		самки		самцы	
	абс. колич.	в %	абс. колич.	в %	абс. колич.	в %	абс. колич.	в %	абс. колич.	в %	абс. колич.	в %
An. superpictus Gr.	24	0,77	0	0	25	9,1	63	22,8	191	70,70	1	0,39
An. hyrcanus Pall.	7	0,23	0	0	4	1,5	0	0	1	0,39	0	0
Mansonia richiardii Fic.	2944	94,30	0	0	57	20,6	0	0	52	19,25	0	0
Aëdes caspius caspius Pall.	57	1,80	0	0	72	26,0	2	0,8	16	5,92	0	0
Aëdes vexans Meig.	13	0,41	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
Aëdes pulchritarsis asiaticus Edw.	15	0,49	0	0	3	1,1	0	0	1	0,39	0	0
Theobaldia annulata subochrea Edw.	1	0,04	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
Culex sp. sp.	61	1,96	0	0	47	17,0	3	1,1	8	2,96	0	0
Всего	3 122	100	0	0	208	75,3	68	24,7	269	99,61	1	0,39

Малярийные комары (*An. superpictus* и *An. hyrcanus*) в природе нападали в ничтожной степени. Они составили по материалам 403 учетов 1% общего количества нападавших комаров. Абсолютное преобладание неизменно имела *Mansionia richiardii*, достигая 94,3%. Этот на первый взгляд парадоксальный факт относительного и абсолютного преобладания *M. richiardii* объясняется деятельностью гамбузии. Последняя сильно размножилась в водоемах района работ и с большой эффективностью уничтожала личинок. Однако личинки и куколки *Mansonia*, вследствие особенностей их биологии, не поедаются гамбузией. Они, как известно, живут под водой, прикрепляясь к стеблям высших водных растений, из воздухоносных полостей которых они получают необходимый им для дыхания кислород. Такой погруженный и неподвижный образ жизни защищает их от нападения гамбузии, вследствие чего *M. richiardii* и получает как кровосос такое абсолютное преобладание над другими видами, нападавшими лишь единично.

Иные количественные отношения между отдельными видами комаров наблюдались в ближайшем окружении человека. В жилых помещениях (помещения сотрудников экспедиции и рабочих лесхоза) преобладающим по численности видом является *An. superpictus* — 71% общего количества выловленных там комаров, а *M. richiardii* занимает второе место (19%). Остальные виды залетают в помещения лишь единично. Как в природе, так и в помещении встречались исключительно самки. Всего был зарегистрирован только один самец *An. superpictus*.

В типичном месте дневки — в пустом хлеву, расположенном рядом с навесом, где стояли лошади, отношения между видами комаров и их половой состав отличались от таковых в природных условиях и в жилом помещении. *An. superpictus* был преобладающим видом и в хлеву, но тут преобладание его было относительно слабее (31,9%), а самцы достигали 73% общей численности вида. На втором месте стоял *Aëdes caspius caspius* (26,8%), но самцов среди них было только 2,7%. *M. richiardii* занимала третье место (19,25%) при полном отсутствии самцов. Далее по численности стояли виды рода *Culex* (*C. modestus*, *C. pusillus*, *C. pipiens* и *C. tritaeniorhynchus*), обычно не определявшиеся нами до вида.

Обилие самцов *An. superpictus* на дневке, абсолютное преобладание над другими видами его самок в жилых помещениях, при отсутствии там самцов, и малая интенсивность нападения его самок в природе хорошо иллюстрируют высокую степень «одомашненности» этого вида и специфическую приуроченность его к нападению на человека.

3. Влияние внешних факторов на активность нападения комаров

Как упоминалось выше, из факторов внешней среды точно учитывались температура, скорость ветра, относительная влажность и давление воздуха; учет силы света наладить не удалось; облачность и осадки неизменно отсутствовали. Рассмотрим зависимость активности нападения комаров от перечисленных выше факторов.

Температура. В условиях безветреной или почти безветреной погоды, какая господствовала во все время работ, температура является наиболее важным фактором, определяющим и суточный и, возможно, сезонный ход изменения активности нападения комаров на человека.

Влияние температуры удалось изучить в широких пределах — от 5,5 до 34,5°. В таблице 3 приведены данные по среднему количеству комаров, нападавших на человека за один пятиминутный учет при различных значениях температуры.

Таблица 3

Среднее количество комаров, нападавших на человека за один пятиминутный учет при различных температурах

Среднее количество комаров за 1 учет	Температура							
	5,25—7°	7,25—9°	9,25—11°	11,25—13°	13,25—15°	15,25—17°	17,25—19°	19,25—21°
С 16 по 27 августа	0	1,55	4,62	12,75	25,28	30,38	25,43	8—77
С 28 августа по 8 сентября	0	0,45	2,85	3,17	6,62	5,58	4,06	3—04

Таблица 3 (продолжение)

Среднее количество комаров за 1 учет	Температура						
	21,25—23°	23,25—25°	25,25—27°	27,25—29°	29,25—31°	31,25—33°	33,25—35°
С 16 по 27 августа	3,70	1,08	0,95	2,0	0,5	0	0
С 28 августа по 8 сентября	0,66	0,75	0,85	0,16	0	0	0

Из табл. 3 и рис. 1 видно, что при температуре ниже 7° нападение комаров полностью отсутствует; при таких низких температурах они становятся совершенно не активными. Между 7 и 9° наблюдается редкое единичное нападение комаров, все усиливающееся при дальнейшем повышении температуры. Таким образом, температура в 7° является нижним порогом активности нападения комаров. В промежутке между 9 и 13° численность нападающих комаров заметно возрастает и достигает максимума между 13 и 19°. Последующее повышение температуры вызывает уже снижение численности. Численность нападающих комаров, еще очень заметная между 19 и 21°, выше 23—25° резко падает, и нападение становится единичным. При температуре выше 31° оно полностью прекращается. Это — верхний порог активности нападения комаров.

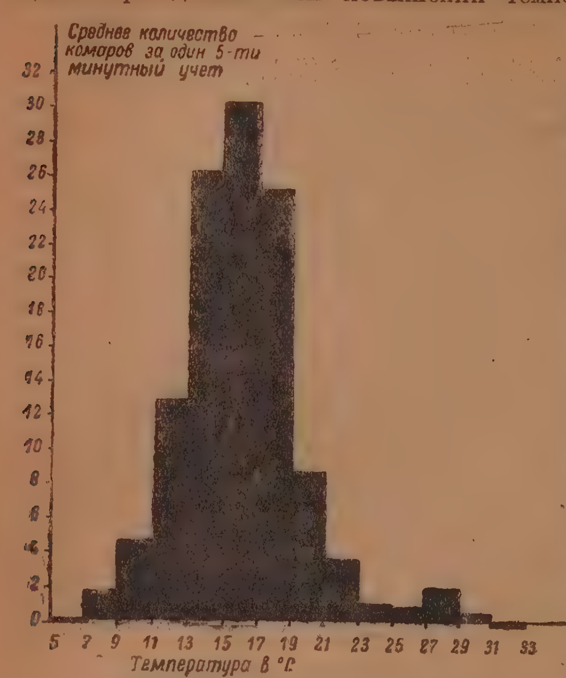


Рис. 1. Среднее количество комаров, нападавших на человека за один 5-минутный учет при различных температурах

Приведенные данные, хотя и основанные на значительном материале, получены на протяжении сравнительно короткого промежутка времени, приходящегося на конец летнего и начало осеннего периодов. Кроме того, они относятся к ограниченному числу активных в то время видов. Поэтому влияние этого важнейшего фактора подлежит дальнейшему изучению и уточнению.

Ветер. Этот фактор, как показали исследования на Дальнем Востоке (Мончадский и Радзиviловская — в печати) оказывает весьма сильное влияние на активность нападения и, на ряду с температурой, принадлежит к числу ведущих. При скорости ветра около 1 м в секунду нападение практически отсутствует, а скорость ветра в 0,3—0,4 м в секунду уже сильно снижает его активность. К сожалению, за все время работы неизменно господствовала безветреная погода, поэтому данные о роли ветра разной силы в снижении активности нападения комаров в условиях Таджикистана у нас пока отсутствуют.

Относительная влажность воздуха. Значение этого фактора для комаров достаточно отмечалось в литературе. На ряду с температурой влажность является ведущим фактором, определяющим ряд важных сторон жизни и поведения взрослых комаров, например, выбор и залет на дневки, залет в помещения и т. п.

В табл. 4 приведены данные по среднему количеству комаров, нападавших на человека за один пятиминутный учет при различных значениях относительной влажности на основании 403 учетов методом учетного колокола. Из табл. 4 видно, что повышенная активность нападения приходится между 40 и 90% относительной влажности, а наибольшая активность имеет место в пределах 60—

80%. Бросается в глаза резкое снижение активности при влажности выше 90%, а в период с 16 по 27 августа даже полное отсутствие нападения при высокой влажности. Максимум активности лежит в пределах 70—80%. При ее понижении наблюдается равномерное уменьшение активности нападения, которое не прекращается даже при наиболее низких из наблюдавшихся значениях влажности, т. е. в пределах 20—30%.

Таблица 4

Среднее количество комаров, нападавших на человека за один пятиминутный учет при различных значениях относительной влажности

Среднее количество комаров за 1 учет	Относительная влажность, в %							
	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100
С 16 по 27 августа	1,85	4,4	9,6	11,7	17,4	20,4	7,7	0
С 28 августа по 8 сентября	0,4	0,66	2,45	2,03	2,5	4,5	4,0	1,44
В среднем за все время	1,0	2,6	6,0	7,1	10,7	13,4	5,3	1,3

Таким образом, средние величины численности нападавших комаров за 1 учет показывают определенную зависимость интенсивности нападения от относительной влажности воздуха. Однако анализ первичных данных этого не подтверждает. При большом числе проведенных учетов имеется ряд случаев многократного повторения одного и того же значения влажности. При существовании непосредственной связи между интенсивностью нападения и относительной влажностью следовало бы ожидать, как правило, сравнительно не очень значительных вариаций численности нападения при одной и той же влажности. Подобную картину мы имеем, например, в случае с температурой, непосредственная связь с которой интенсивности нападения комаров на человека является бесспорной и вполне доказанной. В случае с влажностью при одном и том же ее значении вариации интенсивности нападения очень велики (табл. 5, стр. 144) и не могут быть объяснены простой изменчивостью биологических явлений.

Из табл. 5 видно, что в случаях высокой относительной влажности (89%, 97%), что соответствует низким температурам, численность нападавших комаров возрастает по мере повышения температуры. Наоборот, в случаях низкой относительной влажности (45%, 33%), связанной с более высокими температурами, численность нападавших комаров возрастает по мере понижения температуры. В обоих случаях, таким образом, численность возрастает по мере приближения к температурному оптимуму. Это тем более доказательно, что нами были взяты случаи крайних отклонений влажности, когда прежде всего должно было бы сказаться ее влияние. Но и тут ведущим фактором оказалась температура. В широких границах средних значений относительной влажности (88—56%, табл. 5) случаи средней и наибольшей численности лежат в пределах температурного оптимума, а случаи наименьшей численности и полного отсутствия нападения приурочены к отклонениям за пределы оптимальных температур.

Таким образом, относительная влажность воздуха не оказывает влияния на активность нападения комаров. Видимость же такого влияния, о которой упоминалось выше, создается высокой степенью сопряженности значений температуры с определенными значениями

Таблица 5

Вариация интенсивности нападения комаров на человека при одинаковой влажности

Величина относительной влажности, в %	Число нападавших комаров за отдельные учеты (в скобках приведены наблюдавшиеся при учетах температуры)
97	0(9,5); 1(10); 3(10,5); 7(13)
89	0(14); 1(14); 14(15); 14(15,5); 19(15); 29(16)
88	0(12); 0(12,5); 0(12,5); 1(12); 1(13); 2(12); 2(12,5); 2(13); 3(12); 10(12); 10(12,5); 10(13); 12(12); 17(12,5); 26(13)
73	0(14,5); 1(26); 1(27); 5(20); 7(14,5); 11(15); 15(14,5); 31(20); 115(20,5)
71	0(23,5); 3(22); 14(18); 18(18); 19(18,5); 40(18); 47(18); 99(18)
70	0(27); 0(32,5); 1(11,5); 2(22,5); 6(22,5); 8(17); 17(16,5); 21(17); 21(17); 33(17); 36(18); 97(17)
68	0(25); 1(15); 1(15); 1(19,5); 3(15); 8(15); 15(15); 17(15); 21(15); 35(15); 58(15)
58	0(15); 0(22); 0(25); 1(15); 1(22); 1(25,5); 2(21,5); 3(18); 4(21,5); 11(18); 19(15); 28(15); 127(15)
56	0(23,5); 1(20); 2(23,5); 3(17); 7(22); 21(20); 21(20);
45	1(23); 3(23); 9(23); 14(20); 46(18)
33	0(31); 0(35); 1(27,5); 3(25,5); 10(25); 28(20)

влажности в естественных условиях времени и места. Эта видимость является лишь отражением решающего влияния, оказываемого температурой на изменения активности нападения комаров.

Теперь нам остается объяснить причину доказанного выше отсутствия зависимости между активностью нападения и относительной влажностью воздуха. У летающих кровососов, так же как и у хищников, существует два основных типа отыскания объектов кровососания и нападения на них. Первый тип — это активный полет, часто на далекое расстояние, в поисках своей жертвы и нападение на нее при ее обнаружении. Наиболее характерными представителями кровососов этого типа являются слепни. Кровососы второго типа пассивно подстерегают свою жертву, сидя неподвижно, спрятавшись в укрытых местах, и совершают лишь короткие вылеты на небольшие расстояния для нападения на движущуюся мимо добычу, привлеченные ее запахом или под влиянием других раздражителей. Большинство комаров, мокрецов, москитов относятся к этому типу. Естественно, что между обоими типами существует ряд переходов. Известно, что выбор места укрытия (заросли растительности или другие места дневок), где происходит длительное пребывание комаров, обусловлен рядом факторов, среди которых относительная влажность, на ряду с температурой и освещенностью, играет ведущую роль. Кратковременный вылет для кровососания из такого места в иные микроклиматические условия открытой природы зависит не от особенностей последних, а от появления приходящих раздражающих комара факторов — запах или чисто механическое воздействие проходящего мимо объекта кровососания и т. п. Такой вылет осуществляется неизбежно, если только отсутствуют факторы, абсолютно ему препятствующие. К последним от-

носятся сильный ветер, механически не допускающий полета, и крайние отклонения температуры, угнетающие общую жизнедеятельность комаров или вызывающие у них тепловое или холодовое оцепенение.

Таким образом, относительная влажность среды, куда на короткий срок вылетают комары для кровососания из мест своего укрытия, как фактор, ограничивающий или стимулирующий активность их нападения, роли не играет и является по существу безразличным.

Давление. В течение всего периода работ величина атмосферного давления колебалась в очень незначительной степени — от 729 до 739 мм; при этом суточные колебания обычно в среднем не превышали 3—4 мм. Рубцов (1935 и 1936) указывает, что процесс понижения давления сам по себе оказывает стимулирующее влияние на активность нападения мошек. Наши исследования активности нападения кровососов на Дальнем Востоке не подтвердили этого (Мончадский и Радзиловская — в печати). К сожалению, отмеченная стабильность давления в течение всего периода работ в 1942 г. не дала возможности проверить влияние этого фактора в условиях Таджикистана.

Сила света, как упоминалось выше, нами не учитывалась за неимением соответствующей аппаратуры. Это является существенным пробелом в нашем исследовании, так как вопрос о роли фактора света, на ряду с температурой, в наступлении утреннего и вечернего периодов активности остался нерешенным. У нас имеются только некоторые данные о роли лунного света. Наши наблюдения охватывали периоды прибывающей луны, полнолуния и убывающей луны. Вначале создалось впечатление, что лунный свет стимулирует активность нападения. Однако, по мере приближения к времени полнолуния, когда луна стала заходить все позднее и позднее, выяснилось, что влияние лунного света было только кажущимся, так как в эти дни (16—19 августа) время пребывания луны над горизонтом совпадало с периодом вечерней активности нападения комаров. Когда же, несколькими днями позднее, луна стала заходить после полуночи, наблюдения показали, что и при ярком лунном свете происходит ослабление активности нападения, в полном соответствии с падением температуры. Активность нападения начинала заметно снижаться, когда температура опускалась до 14°, вне всякой зависимости от лунного света.

Таким образом, из всего комплекса изученных факторов внешней среды температура оказывает решающее влияние на активность нападения комаров.

4. Суточный ритм активности нападения комаров на человека

Как уже упоминалось, нам впервые удалось наладить точные учеты активности нападения комаров в темноте. Это дало значительный материал по изменению активности в течение ночи и позволило, таким образом, поставить вопрос о суточном ритме активности нападения комаров. До настоящего времени было общеизвестно усиление нападения комаров в вечерние и утренние часы, после захода и после восхода солнца, но более детально этот вопрос, имеющий, помимо теоретического интереса, и большое практическое значение, никем в литературе освещен не был.

Анализ влияния изучавшихся нами факторов внешней среды на изменение активности нападения комаров показал, что температура является важнейшим из этих факторов. Поэтому при изучении суточного ритма активности в первую очередь возникает вопрос об его зависимости от температуры. Мы ясно сознаем, что полное раз-

решение вопроса о суточном ритме активности нападения в его общем виде возможно только после изучения роли силы света, так как этот фактор, как показывают наблюдения, в определенные моменты безусловно оказывает влияние на изменение активности. Но, учитывая новизну полученных данных в отношении ведущего фактора температуры, мы решаемся все же их опубликовать, оставляя за собой право вновь вернуться к этому вопросу после изучения фактора света.

В суточном ритме активности нападения комаров можно нормально различить четыре закономерно чередующихся главных периода. Закономерность их чередования постоянна, как постоянны смена времен суток и связанный с ней суточный ход изменений температуры. Эти периоды следующие: утренняя активность, дневное отсутствие активности, вечерняя активность, могущая захватывать и бо́льшую или меньшую часть ночи, и ночное отсутствие активности. Между этими периодами существует ряд переходов, вполне ощутимых на имеющемся у нас учетном материале. Длительность каждого из главных периодов, так же как и переход между ними, может изменяться в зависимости от особенностей хода кривой температуры. Границы отдельных периодов как по температуре, так и по времени их наступления и окончания в ряде случаев находят друг на друга иногда в весьма значительной степени. Это является естественным результатом изменчивости погодных условий в отдельные дни, а также малой длительности некоторых периодов.

В табл. 6 представлены периоды суточной активности нападения, их длительность во времени, крайние границы начала и окончания, их температурные пределы и средние величины. Наступившее в ночь на 28 августа похолодание явилось началом осеннего периода с существенно отличающимся от летнего суточным ритмом активности нападения. Поэтому в таблице суточные ритмы первого и второго периодов работы помещены отдельно.

Первый период работы (с 16 по 27 августа) характеризовался еще летним температурным режимом со средними дневными температурами выше 27° и с максимальными, достигающими в наиболее жаркое время дня 30—35°. Вслед за быстрым вечерним падением темературы от захода солнца до 21—22 часов, когда температура опускалась до 17—22°, следовало более замедленное ее падение, продолжавшееся до восхода солнца. Если в течение первых двух-трех часов после захода солнца градиент падения температуры достигал в среднем 4° в час, то в остальное время он не превышал 1—1,5°. К 4—5 час. утра температура достигала 10—12°, приближаясь к нижнему порогу активности нападения комаров. Начиная с восхода солнца температура быстро повышается, в среднем по 4—5° в час в течение первых двух-трех часов. Она быстро переходит нижний порог активности и к 9—10 час. приближается уже к верхнему порогу активности. К 10 час. она обычно бывает не ниже 23—24°; далее, неуклонно подымаясь, правда в несколько замедленном темпе, она достигает максимума к 14—15 час.

В полном соответствии с вышеописанным ходом температуры происходят и изменения активности нападения комаров (табл. 6, рис. 2). Ночное прекращение нападения наблюдалось между 4 и 7 час. утра при средней температуре 10,6° и при ее колебаниях от 8,5 до 12,5°. Так как эти температуры лежат несколько выше нижнего порога активности, то абсолютно полного прекращения нападения не наблюдалось, и средняя численность за 1 учет в этот период была 0,3 при максимуме не более 2 комаров. Около 7 ч. 30 м., при повышении температуры в среднем до 11,3° и при минимальной температуре не ниже 10°, начиналось единичное нападение комаров; в среднем за 1 учет в это время нападало 3 комара при колебаниях

Таблица 6

Температурные границы и средняя численность комаров в отдельные периоды суточной активности их нападения на человека

Периоды суточной активности комаров			Ночное отсутствие нападений	Единичное проявление утренней активности	Заметное проявление утренней активности	Утренний максимум активности	Начало снижения утренней активности	Заметное снижение утренней активности	Дневное отсутствие нападений	Единичное проявление вечерней активности	Заметное проявление вечерней активности	Вечерний максимум активности	Начало снижения вечерней активности	Заметное снижение вечерней активности
С 16 по 27/VIII	Время суток		4—7	7.30	7.30—8	8—9	8.30—10	9—10	10—20	19—20	20—22	20.30—23	23—24	0—5.30
	Температура	средн.	10,6°	11,3°	13°	18°	19,5°	22,1°	27,9°	24,8°	19,7°	18,3°	15,5°	13,8°
		границы	12,5—8,5°	10—12,5	11—15°	16—20°	19—20,5°	22—22,5	23,5—34°	27—22°	22—17°	22,5—15°	17—14°	15—12°
	Численность комаров	средн.	0,3	3	12	20	4	2	1	2	13	37	17	8
		границы	0—2	1—5	9—17	12—36	1—8	1—3	0—5	0—5	2—29	14—127	5—37	1—21
С 28/VIII по 8/IX	Время суток		24—7	7.30—8	8—8.30	8.30—9	9—9.30	9.30—11	10—19.30	18—20	19.30—20	20—21	21—23	23—24
	Температура	средн.	9,3°	12,3°	14,9°	17,2°	19,8°	23,5°	24,4°	24,6°	21°	18°	15°	12°
		границы	12—6,5°	10—14°	13—17°	15—20,5°	18—22,5	20—25°	22—34°	27—20°	22—20°	21—17°	17—13,5°	13—11,5
	Численность комаров	средн.	0	0,7	5	10	3	1	0,3	1,5	4,5	8,4	3	2
		границы	0	0—3	2—11	3—29	0—13	0—3	0—3	0—5	2—7	4—18	0—9	0—6

от 1 до 5. В течение получаса, при повышении температуры в среднем до 13°, утренняя активность нападения комаров быстро возрастала и становилась уже весьма заметной. В этот период нападало в среднем за 1 учет 12 комаров при колебаниях от 9 до 17. Затем быстро наступал период максимальной активности, неизменно приходив-

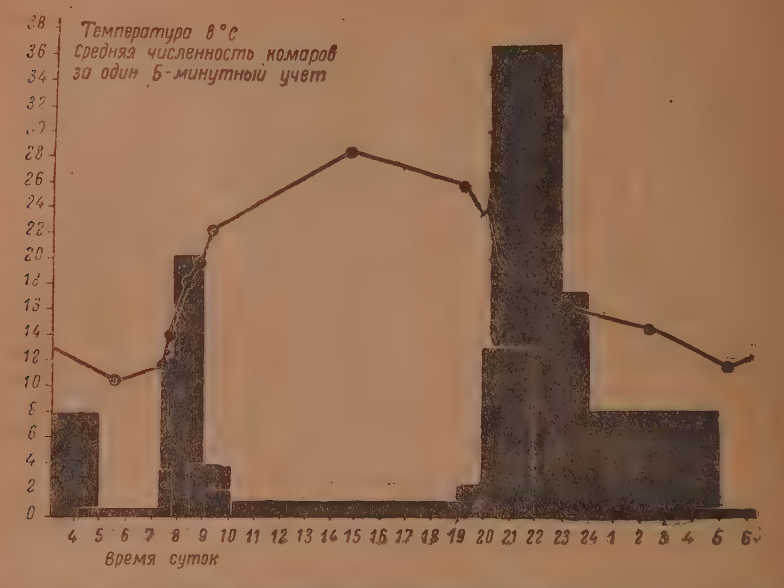


Рис. 2. Периоды суточной активности нападения комаров с 16 по 27 августа

шийся в промежуток между 8 и 9 час. Нападение усиливалось до 20 комаров в среднем за 1 учет при колебаниях численности от 12 до 36 комаров. Во время периода максимума утренней активности температура достигала в среднем 18°, но никогда не поднималась выше 20°, т. е. она обычно находилась в пределах температурного оптимума. При дальнейшем повышении температуры в среднем до 19,5° наступало уже уменьшение численности нападавших комаров. В более жаркие дни это снижение наблюдалось уже около 8 ч. 30 м., в более холодные — после 9 час. В этот период количество комаров быстро падало — в среднем до 4 комаров за 1 учет при максимуме не более 8. Далее, в промежуток между 9 и 10 час. температура поднималась до 22°, активность еще больше снижалась, и нападение быстро становилось единичным. Дальнейшее повышение температуры вызывало дневное прекращение нападения комаров. Этот период лежал между 10 и 20 час. Температура колебалась в это время в пределах 23,5—34° (в среднем 27,9°). В этот период, как и при ночном прекращении активности, наблюдалось редкое единичное нападение в среднем количестве одного комара за 1 учет при максимуме не более пяти.

Перед заходом солнца, между 19 и 20 час., с началом вечернего падения температуры, в среднем до 24,8° при колебаниях от 27 до 22°, намечалось первое проявление вечерней активности. В это время нападали в среднем на 1 учет 2 комара. Далее количество нападавших комаров быстро возрастало и между 20—22 час. становилось заметным, доходя в среднем до 13 за 1 учет при колебаниях от 2 до 29. Температура в течение этого периода изменялась от 22 до 17°, достигая в среднем 19,7°. Затем наступал вечерний максимум активности нападения комаров, приходившийся на время от 20 ч.

30 м. до 23 час. Время его наступления изменялось в зависимости от высоты дневных температур: чем последние были выше, тем позднее оно наступало. Средняя температура этого периода была 18,3° с колебаниями от 22,5 до 15°. В часы вечернего максимума средняя численность комаров достигала 37 за 1 учет при максимуме в 127. Таким образом, как по абсолютному максимуму, так и по средней величине численность нападавших комаров в период вечернего максимума активности была всегда выше, чем в период утреннего.

При дальнейшем понижении температуры в среднем до 15,5°, с колебаниями от 14 до 17°, между 23 и 24 час. наблюдалось снижение вечерней активности до 17 комаров за 1 учет при максимуме не выше 37. Продолжавшееся ночное похолодание быстро вызывало уже заметное уменьшение их численности. Этот период длился с 24 до 5 час. и характеризовался средней температурой 13,8° при колебаниях от 12 до 15°. В течение его средняя численность напа-

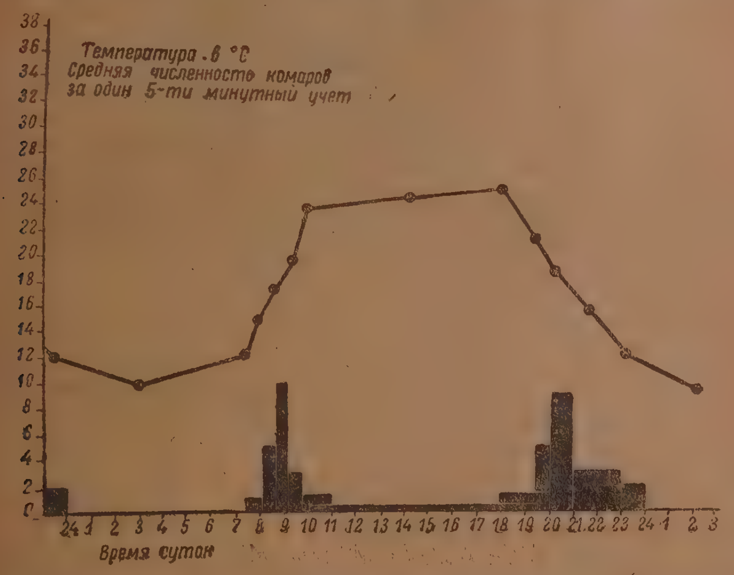


Рис. 3. Периоды суточной активности нападения комаров с 28 августа по 8 сентября

давших комаров снижалась до 8 за 1 учет с колебаниями от 1 до 21. Дальнейшее падение температуры приводило к периоду ночного прекращения активности нападения комаров, с которого мы начали рассмотрение суточного ритма.

Большой интерес представляет сравнение только что рассмотренного суточного ритма активности, характерного еще для летнего температурного режима, с суточным ритмом за время с 28 августа по 8 сентября (табл. 6, рис. 3), когда вследствие начавшихся регулярных ночных похолоданий температурный режим стал типично осенним. Ночные минимальные температуры в этот период понижались до 5—6°. Следствием этих ночных понижений температуры было, кроме уже упоминавшегося вначале общего уменьшения численности нападавших комаров в среднем в 4—4,5 раза, изменение суточного ритма активности нападения. Прежде всего это изменение отразилось на границах ночного отсутствия активности. Нападение в этом случае полностью отсутствовало в течение всей ночи, с 24 час. до 7 час. утра, тогда как в первый период,

как мы видели, редкое единичное нападение не прекращалось и в наиболее холодные предрассветные часы. Таким образом, длительность ночного отсутствия нападения увеличивается в среднем с 3 до 7 час. В дневные часы температуры были еще достаточно высоки и неизменно лежали выше верхнего предела активности комаров. Поэтому границы периода дневного отсутствия активности в отношении сроков его начала и окончания остаются прежними, хотя средняя температура за этот период и уменьшается на 3,5°. В результате отмеченных изменений общая длительность периодов суточной активности значительно сокращается: с 11—13 до 6—9 часов. Сокращение происходит не за счет выпадения какого-либо из промежуточных периодов, а за счет их прохождения в более сжатые сроки. Их сокращение при этом касается главным образом периода вечерней и ночной активности, который укорачивается почти в два раза.

Изложенные материалы дают в первом приближении представление о суточном ритме активности нападения комаров в позднелетний и раннеосенний периоды. Краткость сроков полевой работы не дала возможности охватить большой промежуток времени. Восполнить этот недостаток — дело будущего. Тем не менее имеющиеся данные, помимо общего представления о суточном ритме и о факте его изменчивости в зависимости от температуры сезона, дают возможность в общих чертах представить себе и характер этих изменений. Так, при дальнейшем осеннем похолодании границы ночного прекращения активности должны все более расширяться, захватывая ранние вечерние и все более поздние утренние часы. Соответственно периоды активности должны отодвигаться: утренний — на более поздние, а вечерний — на более ранние часы. Параллельно этому, в соответствии с более низкими дневными температурами, период дневного отсутствия нападения должен все более сужаться, ограничиваясь наиболее жаркими часами дня. В результате поздней осенью суточный ритм должен быть следующим: период активности нападения будет приурочен только к наиболее теплому времени суток — к середине дня. Возникновение этого единственного периода активности должно произойти путем слияния утреннего и вечернего периодов активности, все более отодвигавшихся под влиянием низких температур, навстречу друг другу — до полного соединения. В течение всего остального времени суток, когда температуры лежат ниже порога активности, нападение комаров должно отсутствовать. Аналогичный суточный ритм должен быть и ранней весной. По мере повышения температуры должны наметиться два периода активности — поздним утром и в конце дня, разделенные периодом сначала снижения, а потом и полного прекращения дневной активности. Оба периода при дальнейшем потеплении расходятся и становятся утренним и вечерним. Затем параллельно должен увеличиваться период дневного отсутствия нападения и уменьшаться период ночного. В наиболее жаркое время лета, когда ночные температуры выше нижнего порога активности, период ночного прекращения нападения должен отсутствовать; в это время период дневного прекращения нападения должен быть наиболее длинным.

Дальнейшие исследования суточного ритма нападения комаров должны прежде всего уточнить его особенности в различные периоды сезона их активности, с ранней весны до поздней осени; далее необходимо выяснить различия суточного ритма у отдельных видов, в первую очередь у эпидемиологически наиболее важных — переносчиков малярии — и у наиболее злостных кровососов из немалярийных комаров. Зная особенности и температурные границы отдельных периодов суточного ритма у того или иного вида и использовав данные метеорологических наблюдений, главным образом по темпера-

туре, можно будет с большой точностью заранее указать границы периодов активности нападения комаров в данной местности в любое время. Это дает нам в руки один из наиболее важных элементов, уточняющих сроки применения мероприятий по индивидуальной и коллективной защите человека от нападения комаров.

Выводы

1. В левобережной пойменной полосе нижнего течения р. Вахш (Джиликульский район, Сталинабадской области, Таджикской ССР) в конце летнего и в начале осеннего периодов (с 16 августа по 8 сентября 1942 г.) комары составляли 93,3% всех нападавших на человека в открытой природе кровососов. Представители остальных групп кровососущих двукрылых встречались в виде редких исключений.

2. Среди нападавших в природе комаров абсолютное преобладание во время работ имели самки *Mansonia richiardii* Fic. — 94,3%. Малярийные комары (*An. superpictus* Gr. и *An. hyrcanus* Pall.) составляли лишь около 1%, другие немалярийные комары (*Aëdes caspius caspius* Pall., *Aëdes pulchritarsis asiaticus* Edw., *Aëdes vexans* Meig., *Theobaldia annulata Subochrea* Edw. и виды рода *Culex*) встречались единично или нападали в виде редких исключений.

3. Если в открытой природе *Anopheles superpictus*, наиболее важный переносчик малярии в Таджикистане, составлял только 0,77% общего числа нападавших на человека комаров, то в жилом помещении его численность была свыше 70%, а на дневке в пустом хлеве — свыше 31%. Эти данные лишний раз иллюстрируют высокую степень «одомашненности» и антропофильности этого вида.

4. Наибольшее влияние на активность нападения комаров оказывает температура: 7° является нижним, а 31° — верхним порогами активности нападения комаров. Оптимальные температуры лежат между 13 и 19°. Хотя ветер и оказывает сильное влияние на численность нападающих комаров, но так как за время работы господствовала безветренная погода, то влияние этого фактора учтено быть не могло. Относительная влажность воздуха не оказывает влияния на активность нападения комаров. Видимость такого влияния создается высокой степенью сопряженности ее значений с определенными значениями температуры в конкретных условиях времени и места. Эта видимость является лишь отражением решающего влияния, оказываемого температурой на активность нападения комаров. Атмосферное давление колебалось в очень незначительной степени. Его стабильность не дала возможности проверить влияние этого фактора. Сила света, вследствие отсутствия аппаратуры, изучена не была. Из всего комплекса воздействий этого важного фактора на активность нападения комаров удалось выяснить, что лунный свет никакого влияния на изменения активности не оказывает.

5. Примененная методика позволила точно учитывать численность нападающих комаров в темноте, что дало возможность собрать материал по суточному ритму активности их нападения.

В последнем нормально можно различить четыре главных периода (утренняя активность, дневное отсутствие нападения, вечерняя активность и ночное отсутствие нападения), соединенных между собой переходами. Длительность как главных, так и переходных периодов может изменяться в зависимости от хода кривой температуры.

Позднелетний ритм активности нападения характеризуется следующими периодами: 1) утренним периодом активности, начинающимся после восхода солнца и кончающимся около 10 час., когда

температура заходит за пределы оптимума, с максимальной активностью между 8 и 9 час., 2) дневным прекращением нападения с 10 до 19—20 час., во время которого температуры держатся около или выше верхнего порога активности, 3) вечерним периодом активности между 19—20 и 4 час. с максимумом между 20 ч. 30 м. и 23 час., когда температуры держатся в пределах оптимума, и ночным отсутствием нападения, начиная с 4 час. до восхода солнца, т. е. периодом, когда температура опускается до нижнего порога активности.

В раннеосенний период, с началом ночных похолоданий, когда ночные и особенно предутренние температуры опускаются ниже порога активности, общая численность нападающих в природе комаров резко падает, а суточный ритм активности изменяется в сторону увеличения периода ночного отсутствия нападения, продолжающегося с 24 до 7 час. с сокращением почти в 2 раза периода вечерней и ночной активности.

На основании имеющихся данных о суточном ритме в позднелетний и раннеосенний периоды можно предположительно наметить характер изменений его в другие периоды сезона активности комаров.

Литература

1. Мончадский А. С. и Радзиви ловская З. А. Новый метод количественного учета гнуса и некоторые данные по биологии и условиям активности его компонентов. 1. Тезисы докладов Совещания по паразитологическим проблемам, стр. 49, М. — Л., 1939. 2. Паразитологический сборник, т. IX (в печати). 2. Рубцов И. А. Материалы по биологии мошек Восточной Сибири. «Изв. Иркутск. биол.-географ. ин-та», вып. 2—7, стр. 109—133, 1935. — 3. Рубцов И. А. К биологии и экологии мошек. Паразитологический сборник, т. VI, стр. 169—201. 1936.

ACTIVITY IN THE MOSQUITO ATTACKS UNDER NATURAL CONDITIONS AND ITS DIURNAL PERIODICITY

By D. I. BLAGOVESTSHENSKY, N. G. BREGETOVA, AND A. S. MONTSHADSKY

From the Zoological Institute and the Tadzhik branch of the Academy of Sciences of the USSR and the Institute of Malaria and Medical Parasitology of the People's Commissariat for Public Health of the Tadzhik SSR.

SUMMARY

1. In the inundation zone of the left bank in the lower cours of the river Vakhsh (Dzhilikul district of the Stalinabad region, Tadzhik SSR) 93% of all the blood-sucking insects attacking man under natural conditions at the end of summer and the beginning of autumn (from 16 August till 8 September 1942) are mosquitoes.

2. Females of *Mansonia rtchiardii* Fic. prevail among the mosquitoes, reaching as high a percentage as 94,3%. The malaria mosquitoes (*Anopheles superpictus* Gr. and *An. hyrcanus* Pall.) gave only about 1%, other species (*Aëdes pulchritarsis asiaticus* Edw., *Aëdes caspius caspius* Pall., *Aëdes vexans* Meig., *Theobaldia annulata subochrea* Edw. and some species of *Culex*) either single or their attacks being very rare.

3. If under natural conditions *An. superpictus*, the most important transmitter of malaria in Tadzhikistan, gave only 0,77% of the total number of mosquitoes attacking man, its percentage in dwellings and empty stables during the day time was 70% and above 31% respectively. Once more the high degree of anthropophily and domesticity of this species was shown by the figures mentioned above.

4. The temperatures have the greatest influence upon the mosquito attacks (fig. 1), 7° being the lower, 31°—the upper limit of their activity. Optimal temperatures are found te be between 13° and 19°. Wind though having a great influence upon the number of the attacking mosquitoes, but the windless weather predominated during the field work, therefore this effect could not be taken into account. The relative humidity of the air does not affect the mosquito activity. The evidence of such an influence is produced by its close relation to the certain temperatures under the actual conditions of time and space.

This evidence only expresses the definite affect of the temperature upon the mosquito activity. The atmospheric pressure varied little. Its stability gave no opportunity to study the effect of this factor. No studies on light intensity were made owing to the absence of the suitable equipment. It was only found out that the moon light does not influence the mosquito activity.

5. The methods used made it possible to calculate with great accuracy the number of mosquitoes attacking in darkness and to gather material on the periodicity in the mosquito activity during the whole day.

The four principal periods in it may be recognized (morning activity, day absence of the attacks, evening activity and night absence of the attacks), joining each other with transitions. The duration of the principal as well as of the transitional periods may be changed according to the temperatures. Late in summer the periodicity of the attacks is caracterized by the morning period of activity that begins after sunrise and ends about 10 o'clock when the air temperature is above optimum, with maximal activity between 8 and 9 o'clock. During the day-time the attacks ceased from about 10 to 19—20 o'clock, when the temperatures are near or above the upper limit of the mosquito activity; the evening period of the activity lay between 19—20 and 4 o'clock a. m. with a maximum between 20, 30 and 23 o'clock, the temperatures being within optimum; the night absence of the attacks from 4 o'clock till sunrise, that is to say when the temperatures fell below the lower limit of the mosquito activity (fig. 2).

Early in autumn (fig. 3) with the beginning of cool nights, when the night and especially the early morning temperatures are lower than the lower limit of the mosquito activity, the total number of the mosquitoes attacking under natural conditions greatly decreases, and the day periodicity of the activity changes in lengthening the night period of absence of the attacks from 24 till 7 o'clock, while the period of the evening and night activity becomes almost two times shorter.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXII 1943 ВЫП. 3

КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ОСНОВАНИЙ К ИЗМЕНЕНИЮ ТЕРМИНОЛОГИИ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ НАСЕКОМЫХ

Ю. М. ЗАЛЕССКИЙ

Зоологический музей Московского государств. университета

Занимаясь исследованием ископаемых насекомых и изучая жилкование их крыльев, а также попутно обращаясь к изучению жилкования крыльев современных форм, я не был удовлетворен той трактовкой и терминологией жилок, которая применялась в последнее время большинством палеоэнтомологов. В основу этой терминологии первоначально легли исследования Комстока и Нидхэма (Comstock and Needham, 1898—1899, а также Comstock, 1918), но позднее она подверглась некоторому изменению в свете представлений Лямеера (Lameere, 1923), который считал, что нижние жилки (обозначаются знаком —), т. е. лежащие во впадине складок крыла, являются ветвями или секторами верхних жилок, т. е. жилок, лежащих на вершинах складок крыла (обозначаются знаком +). В итоге эта терминология сводилась к тому, что в крыле насекомого различали следующие жилки: costa (C+), subcosta (Sc—), radius (R+) и его ветвь sector radii (RS—), mediana (M) с двумя ветвями — передней, mediana anterior (MA+), и задней, mediana posterior (MP—) (иногда эти ветви обозначались M_1, M_2, M_3 и т. д.), cubitus (Cu) с передней ветвью, cubitus anterior (CuA+), и задней ветвью, cubitus posterior (CuP—) (иногда эти ветви обозначались как Cu_1 и Cu_2) и anales (A_1+A_2— и т. д.). Неудовлетворенность общепринятой терминологией была вызвана рядом противоречий и неувязок в трактовках жилкования, с которыми мне пришлось столкнуться. Поэтому, начиная почти с первых своих работ в области палеоэнтомологии, я изменил представление об основной схеме жилкования (1932, 1933) и, проверяя свои мысли на все большем и большем материале, стал применять свою терминологию жилок (1934, 1937 и др.), отличную от общепринятой. Постепенно накапливая факты и изучая жилкование крыльев у представителей самых разнообразных отрядов, я все больше и больше убеждался в том, что основные положения терминологии, применяемой другими авторами, должны быть подвергнуты пересмотру и что моя терминология способствует более правильному анализу морфологии крыльев. С течением времени мне пришлось натолкнуться на факты, заставившие меня еще более резко изменить свои представления об основах жилкования крыльев и, в частности, я не стал придавать большого значения положению жилок на вершине или во впадине складок крыльев, т. е. распознаванию верхних и нижних жилок, особенно в тех случаях, когда проводится сравнение крыльев довольно отдаленных друг от друга групп. К такому заключению я пришел прежде всего потому, что, как выяснилось, в ряде случаев морфологически одни и те же жилки у представителей некоторых групп, даже не очень далеких, занимают различное положение на крыле, очевидно в зависимости

от требований механики. Примером этого может служить отмеченное Мартыновым (1938) положение жилок у представителей семейства Euthygrammidae, когда mediana anterior является нижней жилкой, a mediana posterior верхней (как раз обратное положение для установленного для этих жилок в соответствии с терминологией, базирующейся на теории Лямеера), а CuA и CuP оба оказываются жилками нижними, тогда как CuA, согласно теории Лямеера, полагалось быть жилкой верхней (рис. 1). Мартынов указывает

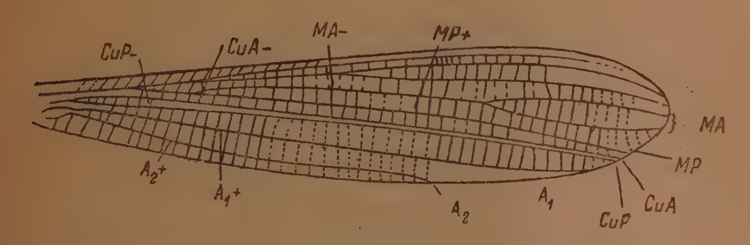


Рис. 1. *Euthygramma parallellum* Mart. Переднее крыло. По Мартынову

также, что у Tettigoniodea и Haglodea, а также у самцов Gryllodea CuA вогнутый, а CuP выпуклый, т. е. положение как раз обратное правилу Лямеера и в то же время отличное от положения у представителей семейства Euthygrammidae. Как Euthygrammidae, так и только что упомянутые семейства все представляют собой ортоптероидов, т. е. эти семейства хотя и различны сами по себе, но все же объединены одним корнем происхождения. И что же мы видим? Нет никакого единого плана в расположении верхних и нижних жилок — они располагаются совершенно различно.

Очевидно, неверны представления о том, что существует какая-то определенная законность в расположении гомологичных жилок на вершинах или во впадинах складок крыла насекомых. Их положение определяется исключительно требованиями механики, запросами конструкции крыла для наилучшего выполнения его функции при необходимой прочности. Единственно, что можно установить, это то, что при достаточной развитости гофрировки крыла каждая из жилок располагается либо на вершине складки, либо во впадине. В некоторых случаях это положение строго чередуется, в других же, когда происходят изменения в конструкции крыла, правильность эта нарушается. Что это именно так, можно судить хотя бы по вышеприведенному примеру с расположением жилок на крыльях представителей семейства Euthygrammidae. У Euthygrammidae крыло сильно вытянутой формы, сравнительно узкое вообще и суженное еще в основании; главные продольные жилки длинны и стеснены одна к другой. Тут мы наблюдаем попеременное расположение некоторых пар соседних сближенных жилок, а именно RS и MA, обе нижние жилки, MP — верхняя, затем оба кубитуса, CuA и CuP — нижние, а обе анальные, A_1 и A_2 — верхние. Особенно характерна эта картина у рода Euthygramma, где CuA и CuP сильно сближены друг с другом и должны были представлять одну общую механическую систему, играть общую роль в укреплении крыла и неизбежно занимать одинаковое положение на крыле; поэтому обе и лежат во впадине крыла, являясь нижними жилками. Иногда одна и та же жилка в различных частях крыла представлена то верхней, то нижней жилкой, и тут, как мы можем заметить, это тоже связано с особенностями конструкции. Такое положение мы наблюдаем в крыльях стрекоз, например у представителей рода

Aeschna, где костальная жилка до узелка является верхней, а после узелка — нижней. Правда, здесь до узелка представлена самостоятельная нижняя Sc, которая после узелка отсутствует и принимает, повидимому, участие вместе с C в образовании костального



Рис. 2. *Doropterou mirum* 9. Zalessky.
(отр. *Hemiodonata* nov. ordo). Обозначения по автору

края. У ископаемого стрекозоподобного Doropteron mirum Zalessky[1] это еще эффектнее, так как Sc у этой формы на всем протяжении, и за образованием гомологичным подузелку стрекоз, самостоятельно от C. Тем не менее здесь C также до половины крыла жилка верхняя, а потом нижняя (рис. 2).

Все эти и подобные им факты показывают, что никакой строгой связи между верхним или нижним положением жилок на крыле и их гомологией нет. Однако в пределах той или иной отдельной группы раз выработавшееся и установившееся чередование верхних и нижних жилок более или менее постоянно. Поэтому считаться с нижним или верхним положением жилок на крыле и пользоваться этим как критерием для ее определения, а также гомологизации с жилками родственных и сходных форм, все же во многих случаях можно.

Когда я ознакомился с содержанием статьи Нидхэма (1935), излагающей его поздние представления о принципах жилкования крыльев насекомых, то был рад отметить, что этот знаток жилкования и трахеации крыльев в вопросе о верхних и нижних жилках пришел к аналогичным заключениям.

Общие представления о формировании жилкования и основных его правилах, сложившиеся у меня в связи с исследованием ископаемых насекомых, во многом сходятся с теми представлениями Нидхэма, которые изложены им в только что упомянутой статье. Однако мне думается, что нельзя придавать слишком большого значения трахеации крыльев как основе, на которой закладываются жилки. Подобные мысли высказывались ранее Мартыновым (1924). Сошлюсь для примера на одно место (стр. 148) его работы, где он говорит: «Опираться в деле выяснения гомологий и эволюции

---

[1] Представитель нового отряда полустрекоз (*Hemiodonata* nov. ord.) из перми Урала. Описание в печати в Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, т. 1, вып. 1—2.

жилкования на метод «онтогении» Комстока и Нидхэма мне всегда представлялось очень рискованным».

Закладка главных жилок у наиболее примитивных форм, очевидно, была довольно тесно связана с трахеями, и я не думаю, что метод онтогении именно у примитивных форм рискован настолько, что не может быть принят в расчет.

Нидхэм (1935, стр. 113) начинает свою статью с указания на то, что образование жилок прежде всего обусловлено гиподермой и трахеями. Не следует ли подчеркнуть, что в большей степени гиподермой, чем трахеями? Ведь в образовании многих поперечных, продольных вставочных жилок, а также часто костальной жилки трахеи не принимают участия. Сошлюсь также на случай, описанный Тиллиардом (1923, стр. 159), когда жилка Cu_2 в заднем крыле поденки Ameletus ornatus (Eaton) не имеет трахеи. Точно так же первоначальная сетка, дериватом которой в процессе эволюции оказались многие поперечные и вставочные жилки, очевидно, образовалась без участия трахей. Значит, в принципе жилки могут образоваться без участия трахей.

Нидхэм (1935, стр. 115) указывает, что не всегда бывает полное соответствие между трахеацией крыла и жилкованием, особенно у отрядов с полным превращением. Если у Sialidae это соответствие почти полно, то у таких насекомых, как Lepidoptera, можно найти все степени нарушения этого соответствия, а у Diptera и некоторых других отрядов трахеация так изменена, что совсем не соответствует жилкам и не может помочь в определении жилок и их гомологизации. Несоответствие в трахеации и жилковании отмечалось Комстоком и Нидхэмом (1898—1899) также для Trichoptera (Hydropsyche) и Hymenoptera.

Известно, что у многих насекомых с полным превращением жилки формируются раньше проникновения в них трахей. Нидхэм (1935, стр. 115) на этом останавливается и дает свое объяснение. Для Trichoptera это отмечалось и Маршаллем (Marshall, 1913). Тиллиард (1919, стр. 543, фиг. 36) приводит такой факт, когда у бабочки Charagia splendens Scott. из семейства Hepialidae медианная жилка (M) снабжена двумя трахеями: одной — происходящей из косто-радиальной группы трахей, другой — из кубито-анальной группы.

Нидхэм (1935, стр. 113) отмечает, что у нимф поденок соответствие между трахеями и жилками очень близко и распространяется на каждую деталь. Поденки — очень древняя группа, и жилкование их носит довольно архаичный характер, поэтому, принимая за основу жилкования первичную трахеацию, совершенно естественно ожидать, что у поденок жилки должны строго соответствовать трахеям и образовываться на них. Однако и тут нет полного соответствия, хотя, как отмечает Нидхэм, трахеация и жилкование у поденок очень близки.

Тиллиард (1923, стр. 156) приводит факт, когда у развивающегося крыла поденки Ameletus ornatus (Eaton) трахея Cu_1 у основания проходит иначе, чем жилка Cu_1. Рисунок Тиллиарда я здесь воспроизвожу (рис. 3); путь жилки показан пунктиром. Эту картину Тиллиард наблюдал несколько раз не только для Cu_1, но и в других частях нимфального крыла. Ему кажется, что это указывает на непостоянство в трахеации, и он предполагает, что, возможно, это есть стадия, предшествующая более полному нарушению трахеального снабжения, как это представлено у многих форм, исследованных А. Морган. Описывая одну из стадий развития крыла Ameletus ornatus (Eaton) и давая ее изображение, Тиллиард отмечает, что утолщение (callus) на зачатке крыла налегает на основание M и в большинстве случаев трахея M каптирует трахею RS в точке

наибольшего сближения в основной части. Это напоминает толкование Комстока и Нидхэма трахеи RS (т. е. RS в их понимании), у Zygoptera, которая отходит у них не от R, как трахея, снабжающая ту же жилку у Anisoptera, а от M. Они предполагают, что она прежде отходила тоже от R, но позже оторвалась и прикрепи-

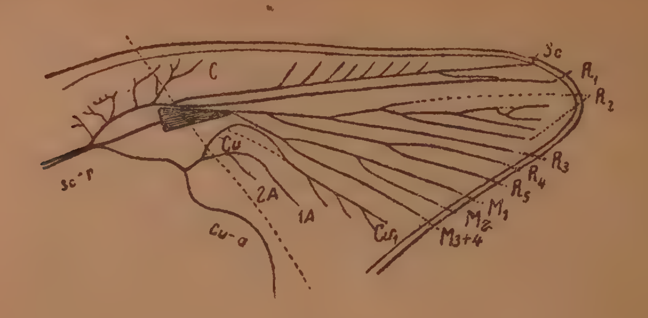


Рис. 3. Трахеация переднего крыла нимфы *Ameletus ornatus* Eaton. По Тиллиарду

лась к M_2. Подобного рода допущения каптации и открепления и прикрепления трахей очень сомнительны, требуют доказательств, пока отсутствующих, и, думается мне, ошибочны. Не являются ли трахеи этих жилок в действительности различными по происхождению и только друг друга заменяющими в жилке RS? Далее Тиллиард (1923, стр. 155—156) перечисляет случаи, когда трахеи в крыловых зачатках нимф рода Oniscigaster иногда различно отходят от основного трахейного ствола[1] и находятся друг к другу в различных отношениях. Случаи эти сводятся к следующему: трахеи Sc, R, RS и M все отходят от Sc, а RS и M отходят рядом от одной точки, расположенной несколько ниже их, или RS и M в основании слегка разделены, затем сходятся вместе и неразличимы там, где у зачатка крыла имеется утолщение (callus); позже в дистальной части крыла они разделяются, или, наконец, Sc возникает самостоятельно, а несколько ниже по главному стволу отходят близко друг к другу три отдельные трахеи R_1, RS и M.

Из всего этого, мне кажется, вытекает заключение, что хотя трахеация и жилкование связаны друг с другом, но эта связь не так глубока, и учет соотношения между трахеями и жилками для выяснения гомологии жилок в некоторых случаях может иметь, пожалуй, не большее значение, чем распознавание верхних и нижних жилок. При исследовании жилкования крыльев насекомых примитивных и архаичных отрядов, где соотношение между трахеями и жилками приблизительно совпадает, онтогенетические данные имеют все же некоторое значение. То же самое для отрядов более специализированных и совершенных имеет меньшее значение, а в некоторых случаях не имеет почти никакого.

Я думаю, что правильнее будет считать, что в формировании жилкования прежде всего имеет значение гиподерма. Трахеи служат только той субстанцией, к которой в некоторых случаях приурочивается жилкование. В других случаях, как у насекомых с полным метаморфозом, трахеи уже сами применяются к самостоятельно развивающемуся жилкованию. Связь трахей с жилкованием

[1] Т. е. трахейного ствола, дающего ростки или побеги трахей в крыловой мешок.

определяется тем, что сочетаются две необходимости: необходимость наиболее рациональной концентрации хитинистого вещества, укрепляющего крыло, с одновременной необходимостью использования этих укрепленных мест для размещения трахей. В образовании, филогенетическом формировании и развитии крыла все подчинено оному главному требованию—наилучшему осуществлению функции полета, а поэтому главными причинами, обусловливающими эти процессы, были те, которые вели к усовершенствованию этой функции. Усовершенствование конструкции крыла шло в соответствии с требованиями механики. Эти требования несколько отличны в отношении переднего крыла или надкрылья и заднего крыла, и эта разница в разных градациях сказывается на строении передних и задних крыльев. О том, что формирование жилкования происходило в связи с запросами механического характера, говорилось некоторыми исследователями и ранее (например, Мартыновым, 1924) и, повидимому, многие это учитывают. Я хочу только еще раз обратить здесь на это внимание. Раз запросы механики отражаются на формировании жилкования, то и гомологизацию мы должны проводить, принимая в расчет эту механику.

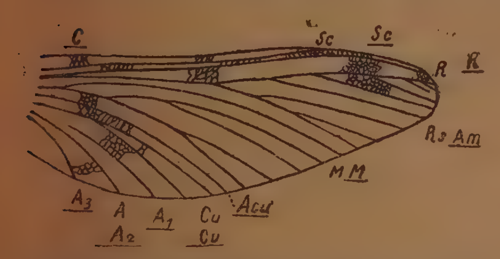


Рис. 4. Крыло *Dictyoneura libelluloides* Goldenb. По Гандлиршу. Обозначения жилок по Гандлиршу даны неподчеркнутыми, а обозначения автора подчеркнуты

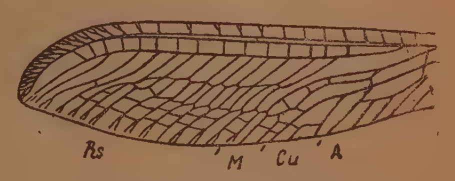


Рис. 5. Крыло *Mesochrysopa Zitteli* Meunier. По Гандлиршу

Если мы посмотрим на крылья древних насекомых Palaeodictyoptera, то заметим, что у очень многих жилка, обозначаемая обычно как сектор радиуса — RS, является не только хорошо развитой жилкой, но вместе с разветвлениями представляет достаточно самостоятельную механическую систему, отдельную от R, т. е. отдельный конструктивный элемент.

Я приведу некоторые примеры, располагая их в том порядке, как расположены изображения крыльев отмечаемых мною Palaeodictyoptera (а ниже — и других отрядов) в сводке Гандлирша Die fossilen Insekten (1908), давая в скобках указание на таблицы и рисунки этой сводки:

Haplophlebium Barnessi Scudder (табл. IX, фиг. 9),

Dictyoneura libelluloides Goldenb. (табл. IX, фиг. 10). Этот рисунок воспроизведен в настоящей статье под № 4.

Goldenbergia elongata Goldenb. (табл. IX, фиг. 18),

Acanthodictyon Decheni Goldenb. (табл. IX, фиг. 20 и 21),

Eurythompteryx antiqua Handl. (табл. X, фиг. 16).

Представители семейства Spilapteridae, роды: Spilaptera, Bacuerelia, Compsoneura, Homaloneura, Homaloneurites и др. (табл. XI и XII), Lamproptilia Grand'Euryi Brongniart и Lamproptilia Stirrupi Brongniart (табл. XII, фиг. 8 и 9).

Polycreagra elegans Handl. (табл. XII, фиг. 10)

Compteroneura reticulata Handl. (табл. XII, фиг. 22) и др.

Если мы обратимся к другим отрядам насекомых, то и там найдем достаточно примеров тому, как RS является достаточно

самостоятельным от R конструктивным элементом. Например, среди Protorthoptera:

Spaniodera ambulans Handl. (табл. XIII, фиг. 10, 11 и 12),

Propteticus infernus Scudder (табл. XIII, фиг. 14),

Dieconeura arcuata Scudder (табл. XIII, фиг. 20, 21), а у Belichia Wettinensis Schlechtendal (табл. XIV, фиг. 23) — RS отходит даже в основании крыла совсем отдельно от R.



Рис. 6. Жилкование переднего и заднего крыльев *Leto staceyi* Scott. По Тиллиарду. Обозначения тоже по Тиллиарду

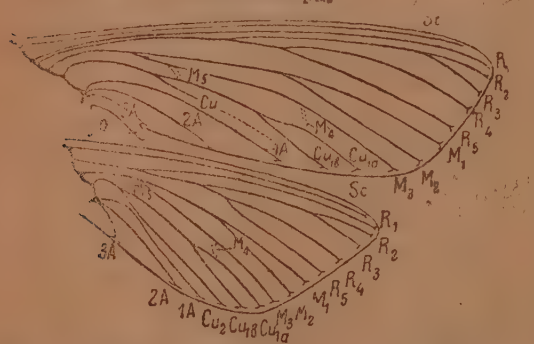


Рис. 7. Трахеация крыльев свеже сформировавшейся куколки *Charegia splendens* Scott. По Тиллиарду, с его обозначениями

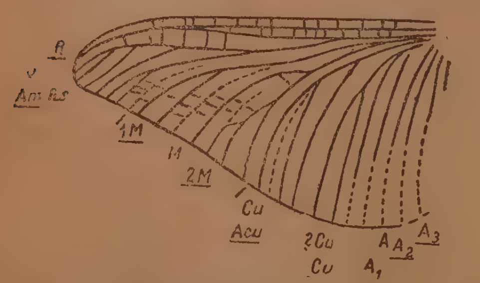


Рис. 8. Крыло *Pseudoborrea Boulei* Meun. По Гандлиршу. Обозначения жилок даны по Гандлиршу неподчеркнутыми, а по автору — подчеркнуты

Среди Protoblattoidea мы находим то же, например у Stenoneura Fayoli Brongniart (табл. XV, фиг. 16, 17, 18), Anthracothremma robusta Scudder (табл. XVII, фиг. 8).

Я не могу в краткой статье приводить много примеров и не буду сейчас касаться жилкования стрекоз и поденок, хотя среди последних особенно хорошо выражена самостоятельность жилки, которая трактовалась некоторыми авторами как RS (Комсток, Нидхэм, Мартынов, Тиллиард и др.), а Анной Морган — как М (позже, в 1918 г., и Комсток принял интерпретацию Морган). У многих поденок, в частности ископаемых Protereismidae, RS от самого основания отходит совершенно отдельно от R.

Если мы теперь обратимся к насекомым более специализированным и совершенным, то среди некоторых найдем прекрасные примеры самостоятельности RS. Укажу для примера самостоятельность и большую развитость RS у Neuroptera, как основной укрепляющей механической системы всего крыла. Оставляя в стороне современных Neuroptera, хорошо известных энтомологам, сошлюсь на примеры среди ископаемых, где иногда RS достигает колоссального развития: Brongniartiella inconditissimi Handlirsch, Mesopsychopsis hospes Germar, Nymphites Braueri Haase, Kaligramma Haeckeli Walther, Mesochrysopa Zitteli Meunier. (рис, 5). (См. Гандлирш, Die fossilen Insekten, табл. XLVIII, фиг. 5, 6, 9, 12 и 14).

Для примера обратим внимание на бабочек (Lepidoptera), где очень часто мы не имеем обособленного RS и где жилкование настолько специализировано, что происходит слияние, изменение и в некоторых случаях редукция основных элементов крыла. Однако и среди них мы находим формы (семейства Hepialidae) с достаточно обособленным RS, представляющим самостоятельную механическую конструкцию [см. изображенные Тиллиардом (1919, стр. 645 и 646, фиг. 81 и 82), крылья бабочек подотряда Jugata, семейства Hepialidae: Leto staceyi Scott. (рис. 6 настоящей статьи), Trictena labyrinthica Don. или крылья рода Stenopis того же семейства, изображенные Гандлиршем, 1908, табл. VI, фиг. 1] и иногда снабженную самостоятельной от R трахеей, например у Charagia splendens Scott. (рис. 7) (Тиллиард, 1919, стр. 640, фиг. 77 к табл. XXXII, фиг. 17). Обратим теперь внимание на область кубитальной жилки (Cu) в крыльях насекомых. У Palaeodictyoptera мы очень часто обнаруживаем достаточную самостоятельность жилок кубитальной области; они очень рано отделяются друг от друга, представляя каждая отдельную механическую конструкцию, в некоторых же случаях они представляют совершенно раздельные, от самого основания, жилки. Примеры: Dictyoneura libelluloides Goldenb. (рис. 4), Eurythrompteryx antiqua Handl., Spiloptilus Ramondi Brongn. (Гандлирш, 1908, табл. XI, фиг. 14). Хорошими примерами являются также Pseudoborrea Boulei Meun. (рис. 8), Anaxion Boulei Meun. и Mecynostoma [1] Dohrni Brongn. Интересно отметить, что Гандлирш в своей

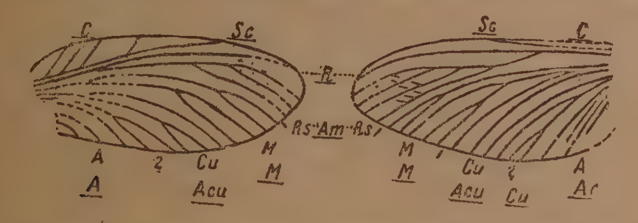


Рис. 9, Переднее (слева) и заднее (справа) крылья *Mecynostoma Dohrni* Brongn. По Гандлиршу. Обозначения жилок даны по Гандлиршу не подчеркнутыми, а обозначения автора — подчеркнуты

ревизии палеозойских насекомых (1919, фиг. 20, 21, 26 и 27), изображая остатки крыльев этих форм, две жилки кубитальной области обозначает как Cu и Cu? у двух первых видов и как Cu и жилку под знаком ? у Mecynostoma Dohrni Brongn. (рис. 9); знак вопроса стоит перед жилкой, самостоятельной от обозначенной как Cu, и если можно предполагать, что у Pseudoborrea Boulei Meun и Anaxion Boulei Meun. эти жилки все же где-то в самом основании крыла соприкасались, то у Mecynostoma Dohrni Brongn. самостоятельность этих жилок полная. У поденок Cu_1 и Cu_2 тоже достаточно обособлены и в некоторых случаях представлены совершенно раздельно. У других, более специализированных насекомых Cu_1 и Cu_2 хотя и отходят от общего основания, но очень часто представляют собой также обособленные механические элементы, причем это обособление происходит рано, в самом основании крыла.

В исследовании, посвященном крыльям термитов, А. В. Мартынов (1937) пришел к выводу о древности этой группы и о самостоятельности происхождения термитов (несмотря на сходство их с Protoblattoidea и Blattoidea) от древней гипотетической группы Archisoptera. Оставляя в стороне спорный вопрос о происхождении термитов (А. Гандлирш и Р. Тиллиард производят их от тараканов,

[1] Этот род Лямеер относит не к Palaeodictyoptera, как Гандлирш, а к отряду Pseudohemiptera.

а Н. Гольмгрен — от Protoblattoidea), надо заметить, что древность их и известная архаичность строения в настоящее время вряд ли могут быть подвергнуты сомнению.

В крыле термитов (особенно это хорошо выражено в семействе Mastotermitidae (рис. 10) впереди от радиуса (R) располагается жилка, называемая Мартыновым прерадиус (PR). Термин прерадиус (praeradius) установлен Мартыновым (1923) для основной ветви R задних крыльев тараканов. В передних крыльях тараканов, по его представлениям, прерадиус обычно вытесняется развивающейся Sc и исчезает, а у более примитивных насекомых, как термиты, сохраняется. Мартынов считает, что в задних крыльях Mantodea прерадиус удлиняется и приобретает характер настоящего радиуса, радиус же тараканов почти лишен ветвей. Как указывает Мартынов (1923, стр. 96), радиус тараканов соответствует RS многих других насекомых, значит PR будет отвечать R других насекомых. Теперь посмотрим, в каких отношениях друг к другу находятся эти жилки, т. е. R (=PR) и RS (= R тараканов) у древней и архаичной группы термитов. Оказывается, у архаичной формы Mastotermes darwiniensis Frogg, они представляют вполне самостоятельные морфологические структуры. В переднем крыле они не вполне изолированы друг от друга и отходят от общего корня в основной части крыла, в заднем же крыле они вполне изолированы до самого основания и даже RS (=R тараканов) тут на некотором расстоянии сливается с M. Если мы обратимся к рассмотрению трахеации зачатков крыльев у этой формы (рис. 11), то обнаружим, что, хотя трахеи R и RS отходят от общего основания, все же они очень рано обособляются друг от друга в основании крылового зачатка. То же самое мы наблюдаем для трахей Cu_1 (или CuA) и Cu_2 (или CuP). В заднем крыле взрослого Mastotermes Cu_1 и Cu_2 представлены совершенно сепарированными на всем протяжении, от самого основания.

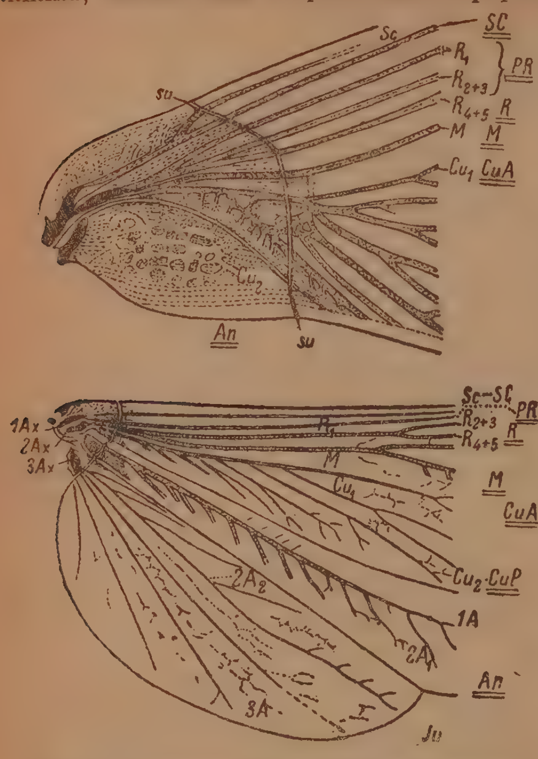


Рис. 10. Основные части крыльев переднего (вверху) и заднего (внизу) *Mastotermes darwiniensis* Frogg Imago. По Тиллиарду. Обозначения жилок не подчеркнутые — по Тиллиарду, а дважды подчеркнутые — по Мартынову. Iu — югальная область заднего крыла

Подводя итог всем только что приведенным примерам, можно отметить следующее. Прежде всего R и RS представляют собой две искони самостоятельные жилки, два отдельных элемента конструкции крыла. Эти отдельные элементы конструкции у ряда специализированных форм иногда тесно связаны друг с другом и имеют довольно длинное общее основание, а у других сохраняют если

не полную, то достаточно отчетливо выраженную самостоятельность. Зачем же тогда RS связывать в названии с радиусом, называя его сектором, т. е. ветвью последнего, и обозначать его разветвления, как это часто делается, под значками R_2, R_3, R_4 и т. д.? Эта «ветвь» в крыле термитов и тараканов занимает доминирующее положение и сильно развита. Какая же это ветвь, когда ее до самого последнего времени все трактовали как самостоятельную жилку R у термитов и тараканов?! Эту обособленную жилку, которая обычно понимается как RS (только Морган у поденок понимала ее как M, уловив ее независимость от R), я называю самостоятельным названием antemediana (Am), т. е. просто жилкой, расположенной впереди медианы. Am часто бывает связана своим основанием с R, но бывает и совершенно самостоятельной или связанной с M.

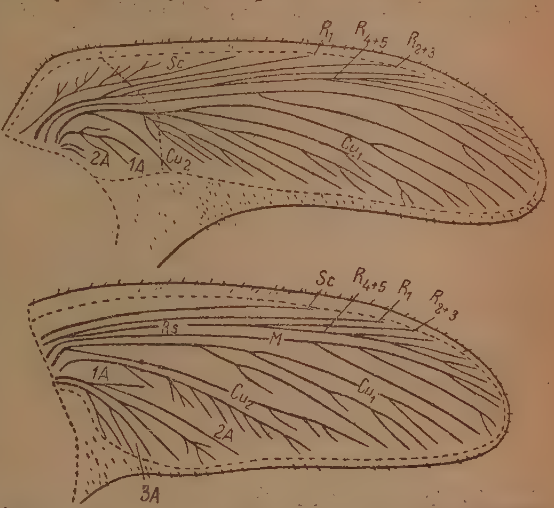


Рис. 11. Трахеация переднего (вверху) и заднего (внизу) крыльев нимфы (последняя стадия) *Mastotermes darwiniensis* Frogg. По Тиллиарду. Обозначения по Комстоку—Нидхэму

Однако одновременно с этим радиус часто ветвится, и имеются такие ветви радиуса, которые сильно развиваются, достигая известной самостоятельности. Наиболее обособленную из этих ветвей можно назвать RS, но, в отличие от того RS, который я считаю за самостоятельную жилку Am, это истинная ветвь, или истинный RS. Эта истинная ветвь, или RS, у крыльев с достаточной дифференцировкой верхних и нижних жилок одного знака с R, т. е. при R, расположенном на вершине складки крыла, эта жилка тоже является верхней жилкой и представляет общее с R конструктивное образование. Применяя на практике свою терминологию, я и называл RS такие ветви R, но, может быть, этот термин вообще лучше упразднить во избежание недоразумений и смешения RS в старом представлении с RS в моем понимании, а ветви радиуса отмечать, если это необходимо, просто буквой «R» с номерами R_1, R_2, R_3, и т. д.

В кубитальной области крыла Palaeodictyoptera, как указывалось мною выше, мы нередко наблюдаем достаточную самостоятельность двух главных ветвей Cu, и иногда эти две главные ветви (Cu_1 и Cu_2) совершенно отделены друг от друга от самого основания. То же мы наблюдаем у поденок и у термитов, что также мною отмечено выше. Если эти две самостоятельные жилки в других случаях, даже у тех же Palaeodictyoptera, и связаны друг с другом теснее и если они у многих насекомых, играя роль самостоятельных механических элементов, все же слиты в основании крыла, то это еще не доказывает, что они представляют собой одну общую кубитальную жилку Cu. Искони в кубитальной области имелись две самостоятельные морфологические структуры, две отдельные механические конструкции, называемые мною antecubitus (Acu) и cubitus (Cu).

Я хочу здесь предостеречь читателя от впечатления, которое у него может создаться, что мои термины Acu и Cu всегда соответствуют тем жилкам, которые обычно обозначаются как CuA или Cu_1 и CuP или Cu_2. Если в отношении Am этот термин почти

всегда совпадает с термином RS общепринятой терминологии и обозначает одну и ту же жилку, то в отношении Acu и Cu моей номенклатуры эти термины даются различным жилкам, то обозначаемым авторами как CuA и CuP, то совершенно другим. Так, например, в некоторых случаях мой Acu соответствует Cu авторов, а Cu соответствует первой анальной авторов—A_1. Как на пример такого рода укажу на Permosialis paucinervis Martynov, где жилку, обозначаемую А. В. Мартыновым (1928) как Cu, я называю Acu, а жилку, обозначаемую им как A_1, я называю Cu (рис. 14).

Нидхэм (1935, стр. 119), говоря об образовании складчатости, или гофрировки крыла, указывает, что разветвления жилок мешают образованию складчатости, и усовершенствование сводится к тому, что разветвления отодвигаются к основанию крыла. В качестве примера он ссылается на поденок, указывая, что у современных поденок завершен этот процесс, начавшийся у пермских поденок, и отмечает, что у ископаемых форм разветвления являются более выдвинутыми на крыло, т. е. расположены дальше от основания. Из этого как будто следует, что если RS является ветвью R, то его обособленность и его раннее отхождение, а иногда и полная самостоятельность от R в основании крыла, может быть, является просто наивысшей ступенью этого процесса, связанного с усовершенствованием складчатости крыла. То же самое следует и для ветвей Cu, т. е. CuA и CuP в общепринятой терминологии. Однако обратим для примера внимание на пермскую поденку Protereisma permianum Sell; здесь как RS, так и оба CuA и CuP очень рано обособлены; что же касается второстепенных ветвей этих жилок, то я тоже не нахожу, чтобы у ископаемых поденок они были расположены более дистально, чем у современных. Среди тех и других имеются различные степени удаленности разветвлений от основания крыла.

Нидхэм (1935, стр. 122) предполагает, что первоначально ветвление жилок крыльев насекомых было гребенчатого типа (pectinate type) или, как он называет, pinnate type, заменяя термин pectinate type. Для этого типа характерно то, что разветвления жилок распределяются в односторонние серии. Он указывает, что этот тип ветвления среди Neuroptera достигает, как он выражается, своего зенита у Hemerobiidae и Myrmeleonidae. Этот тип ветвления встречается у древних форм, как, например, у таких Palaeodictyoptera, как семейство Spilapteridae, да и сами Neuroptera,– группа древняя, известная с перми, и этот тип ветвления, относящийся главным образом к RS, сочетается с достаточной изолированностью этой жилки от R. Если действительно гребенчатый тип ветвления является первоначальным и при этом встречается в глубокой древности у древних форм, хотя Тиллиардом и высказывались обратные представления (1919, стр. 551 и 554), то не является ли эта изолированность RS от R тоже указанием на первичную изолированность и самостоятельность этих жилок?

Оставляя вопрос о происхождении крыльев у насекомых в стороне, обратимся к фактам наличия у древних вымерших насекомых крыловых зачатков на передне-груди (Palaeodictyoptera, Protoperlaria, рис. 12 и 13). Эти маленькие крылышки (alulae),—будь они дериваты паранотальных выступов или трахейных жабр, в данном случае это ничего не меняет,—также имели жилки. Их жилкование весьма просто и сводилось, как можно судить по остаткам, к расположению жилок в широком кругловатом или овальном зачатке крыла, главным образом в радиальных направлениях от основания зачатка. Подобными были, по всей вероятности, и те зачатки, или первокрылья на средне- и задне-груди предков Pterygota, которые впоследствии развились в летательный аппарат—крылья.

Мне кажется ненужным изображать схему жилкования гипотети-

ческого примитивного крыла насекомых, а тем более его примитивной трахеации. Представления о жилковании примитивного крыла, полученные на основании изучения онтогенеза крыльев современных насекомых, неизбежно будут грешить против истины, так как, если трахеи и входят в большей или меньшей мере в состав жилок, то преобладающая роль в их формировании, как я высказался выше,



Рис. 12. Крыловые придатки на передне-груди у представителей отряда *Palaeodictyoptera*. Слева *Lithomantis carbonaria* Woodw. По Гандлиршу (деталь рисунка). Справа *Stenodictya lobata* Brongn. По Броньяру из Гандлирша (деталь рисунка)

Рис. 13. Передняя часть тела *Lemmatophora typica* Setl. представителя отряда *Protoperlaria*. Деталь реставрации Тиллиарда

будет принадлежать гиподерме. Можно предполагать, что процессы проникновения трахей в крыловой зачаток и формирования жилкования примитивных крыльев шли параллельно друг другу. Хитиновые уплотнения, образуемые гиподермой и превращающиеся затем в жилки, концентрировались вокруг трахей, но эта их связь могла нарушаться, коль скоро в определении формы и строения крыла стали действовать причины механического порядка, т. е. эволюция крыла и его жилкования пошла по линии приспособления к запросам механики, превращающим эту часть тела в орган полета. Этим, мне кажется, и объясняются приведенные выше примеры, когда даже у древней и сравнительно примитивной группы поденок встречаются примеры расхождения трахеации и жилкования.

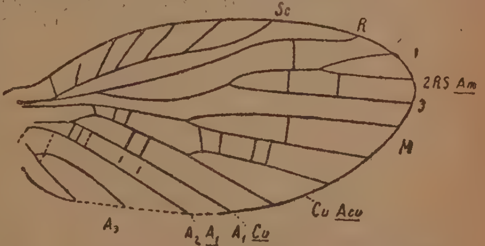


Рис. 14. Переднее крыло *Permosialis paucinervis* Martynov. По Мартынову с его обозначениями. Соответствующие обозначения терминологии автора подчеркнуты

В заключение выводов, вытекающих из вышеприведенных фактов и рассуждений, представляется возможным нарисовать, в общих чертах, картину эволюции и формирования жилкования крыльев насекомых в связи с усовершенствованием их механических свойств в приспособлении к функции полета.

Принимая во внимание факт, установленный Комстоком и Нидхэмом относительно входа трахей в крыло двумя основными пучками — передним и задним, я все же не могу согласиться с их схемой жилкования, которая сразу как бы предопределена этими трахеями. Мне кажется достаточным просто считаться с фактами, не пробуя их в данном случае обобщать в какую-то наглядную

и общую схему. Достаточно себе представить, что примитивное крыло[1] еще до того, как оно стало в той или иной мере летательным органом, являлось закругленным латеральным выступом тела насекомого, который был испещрен главными продольными жилками, распределяющимися, так сказать, совершенно свободно, расходясь радиально от основания крыла, и снабженными трахеями от трахейного ствола из двух источников — переднего и заднего. Распределение этих трахей на крыле увязывалось с жилками, т. е. соотношение трахей и жилок вырабатывалось в процессе эволюции крыла, а они не предопределяли друг друга.

Когда из примитивного крыла в процессе эволюции стали развиваться крылья, более приспособленные к выполнению летательной функции, более совершенные в этом отношении, то из числа первичных, индиферентно радиально расположенных жилок стали формироваться механические структуры — отдельные главные жилки с системами разветвлений или без них, в зависимости от их роли в укреплении крыла. Эволюция направилась по пути укрепления передней части крыла, рассекающей, режущей воздух при поступательном полете, и по пути наиболее рационального распределения жилок в остальной части крыла — для достижения опоры и прочности мембраны крыла. Приспособлением для достижения прочности явилась и гофрировка крыла, укрепляющая крылья, снабженные переплетом мелких поперечных жилок, которая постепенно утрачивается, как только крепкие поперечные жилки связывают между собой каркас продольных. Об этом просто и ясно говорит Нидхэм в своей статье (1935), где он, между прочим, обращает внимание на то, что каждый может легко показать эффективность гофрировки, обмахнувшись сначала куском плоской бумаги, а затем сгофрировав ее в веер.

Крылья различных насекомых являют нам разные примеры стадий эволюции. Так, например, у термитов и тараканов передний край крыла еще не является укрепленным костальной жилкой и вытягивающимися вдоль нее плотными стволами Sc и R, как это имеет место у многих других насекомых. У некоторых Hymenoptera и вымерших Protohymenoptera мы встречаем апогей этого укрепления, а среди других насекомых найдем массу примеров промежуточных состояний. Однако, строго разбираясь во всех этих состояниях, мы всюду найдем те главные, пусть иногда сильно измененные, механические элементы примитивных крыльев, которые в том или ином сочетании дают конструкцию крыла более совершенных и специализированных форм. Какие же это будут элементы? Это будут те главные продольные жилки, которые на протяжении эволюции всех насекомых, от примитивных древних и архаичных до совершенных, специализированных, являются в той или иной мере (кроме случаев у наиболее специализированных форм) самостоятельными жилками — самостоятельными механическими конструкциями. Прежде всего такой жилкой будет коста (C), затем субкоста (Sc), радиус (R), антемедиана (Am), медиана (M), антекубитус (Acu), кубитус (Cu) и анальные (A), варьирующие в числе. Надо еще отметить, что впереди костальной жилки иногда имеется прекостальная жилка (P) или даже несколько прекостальных жилок, особенно в тех случаях, когда развито прекостальное поле.

Каждая из этих основных жилок может ветвиться, и некоторые из ветвей достигают достаточной конструктивной самостоятельности. Примером этого может служить M, которая очень часто представлена двумя главными ветвями: M_1 и M_2 или 1M и 2M, как мне кажется

---

[1] Примером такого зачаточного примитивного крыла являются упомянутые выше маленькие крылышки (alulae) на передне-груди у Palaeodictyoptera и Protoperlaria (рис. 12 и 13)

лучше их обозначать, на чем отчасти и основано деление на MA и MP. Но, в отличие от R и Am и Acu и Cu, здесь никогда не бывает полной самостоятельности этих двух ветвей даже у архаичных, примитивных форм; наоборот, очень часто эта жилка представляет собой единую механическую конструкцию, как, например, у большинства термитов.

В настоящей статье я не касаюсь вопросов практического применения новой номенклатуры жилкования, а также вопросов гомологизации жилкования отдельных отрядов в связи с ее применением, так как в мои задачи входило только кратко изложить некоторые основания, побудившие меня изменить старую терминологию и установить понятия и термины antemediana и antecubitus.

Литература

1. Comstok J. H. and Needham J. G., The wings of insects. A series of articles on the structure and development of the wings of insects, with special reference to the taxonomic value of the character presented by the wings. Reprint from the American Naturalist, vol. XXXII and vol. XXXIII. Jthaca, N. Y., 1898—1899.—2. Comstok J. H. The wings of Insects. An Exposition of the Uniform Terminology of the wing veins of Insects and discussion of the more general characteristics of the wings of several orders of Insects, Ithaca, N. Y., 1918.— 3. Handlirsch A. Die fossilen Insekten und Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen.Leipzig 1908.—4. Его же, Revision der Paläozoischen Insekten. Aus den Denkschriften der Akademie der Wissenschaften in Wien. Matem. — Naturwiss. Klasse, Bd. 96, pp. 1—82, Wien, 1919.—5. Lameere A., Sur la Nervation Alaires des Insectes. Bull. Acad. Roy. Belg., pp. 138—149. Translation in Psyche, 1923, pp. 123—132.— 6. Marshall W., The development of a caddis-fly Platyphylax designatus. Walk. Zeitschr. Wiss. Zool., CV, 1913,—7. Мартынов А. В., (Martynov A.) О формировании жилкования и формы крыльев насекомых. Труды I Съезда русских зоол., анат. и гистол., Петроград, 1923.—8. Его же, К пониманию жилкования и трахеации крыльев стрекоз и поденок. Русск. энтомол. обозр. т. XVIII, № 4, Л.—М., 1924 (the same translation in «Psyche» by Carpenter, vol. 37, № 3, 1930).— 9. Его же, Permian fossil Insects of North-East Europe. Travaux du Musée Géologique, l'Academ. Sci. du l'URSS, vol. IV, Leningrad. Труды Геол. музея АН СССР, Ленинград, 1928.— 10. Его же, О двух новых прямокрылых насекомых из пермских отложений Кунгурского уезда Пермского края. Ежегодник Гос. палеонтол. общ., 1930.— 11. Его же, О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. Труды Инст. эволюц. морфол. АН СССР, Сборник в честь акад. Н. В. Насонова, 1937, стр. 83—150.— 12. Его же. Пермские насекомые Архангельской области (б. Северного края), ч. V—Сем. *Euthygrammidee* и его отношения, с описанием одного нового рода и семейства из Чекарды. Труды Палеонтол. инст. АН СССР, т. VII, вып. 3, 1938, стр. 69—80.— 13. Morgan A. H. Homologies in the Wing-veins of Mayflies. Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. V, No. 2, Columbia, Ohio, 1912. 14. Needham J. G., Some basic principles of insect wing venation, Journ. New York Entomol. Soc., vol. XLIII, June, 1935, pp. 113—129.—15. Tillyard R. J., The Panorpoid Complex. Part 3. The Wing-Venation. Proceed. Linnean Soc. of New South. Wales, vol. XLIV, part 3, 1919, pp.533—718.— 16. Его же. The WingVeins of the Order Plectoptera or Mayflies. Jour. Linn. Soc., London, XXXV, 1923, pp. 143—162.—17. Его же. Kansas Permian Insects. Part V. The Orders Protodonata and Odonata. Amer. Journ. Sci., 10 (55), pp. 42—73. 18. Его же. The Wing. Venation of the Order Isoptera I. Introduction and the Family Mastotermitidae. Proc, Linn. Soc. New South Wales, vol. LVI, part 4, No. 236, October 1931.— 19. Залесский Ю. М. (Zalessky G.) О жилковании крыльев стрекоз и поденок и их филогенетическом развитии. Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук. Ленинград-1932, стр. 713—733.— 20. Его же, Observations sur la nervation des ailes des Odonates et des Ephéméroptères et leur évolution phylogénetique á la lumière de l'étude de l'insecte permien *Pholidoptilon camense*. Bullet. Soc. Geolog. de France, 5 Sér., t. III, 1933, pp. 497—520.— 21. Его же, Sur deux représentants permiens nouveaux de l'ordre de Protorthoptéres. Ann. Soc. Entom. de France, vol. CIII, 1934, pp. 149—158.— 22. Его же. Nouveaux représentants des Protophyménoptéres et des Archodonates provenant du terrain permien du bassin de la rivière Kama et leur liens de parenté. Ann. Soc. Entom. de France, vol. CVI, 1937, pp. 101—114.

EXPOSÉ SOMMAIRES DES FONDEMENTS DU CHANGEMENT DE LA TERMINOLOGIE POUR LA NERVATION DES AILES DES INSECTES

Par GEORGES ZALESSKY

RÈSUME

Il n'y a pas toujours une corrélation complète entre la trachéation et la nervation et chez beaucoup d'Insectes à metamorphose complète les nervures se forment avant la pénétration des trachées dans celles-ci. Chez les Ephémères la correspondance entre les trachées et les nervures est très proche, mais ici aussi il y a (Tillyard, 1923, p. 156) de cas de deviation (fig. 3), et parfois les trachées se détachent d'une manière différente du tronc trachéal fondamental et se trouvent en rapports différents entre elles.

Je pense que c'est l'hypoderme qui, avant tout, a de l'importance lors de la formation des nervures. Les trachées servent déjà de substance à laquelle en certains cas s'adapte la nervation. Dans d'autres cas, comme chez les Insectes a métamorphose complète, les trachées se conforment déjà a la nervation qui se développe indépendamment. Le lien entre les trachées et la nervation est déterminé par l'union de deux nécessités,— celle de la concentration la plus rationelle de la substance chitineuse, qui affermit l'aile avec la nécessité simultanée de l'utilisation de ces places affermies, pour la distribution des trachées. Le perfectionnement de la structure de l'aile s'est effectué conformément aux exigences de la mécanique. Ces exigences de la mécanique diffèrent quelque peu dans l'aile antérieure ou élytre de celles de l'aile postérieure, et cette différence s'accuse à des degres divers dans la structure des ailes antérieures et postérieures. Une fois que les exigences de la mécanique influent sur la formation de la nervation, nous devons aussi effectuer l'homologisation en tenant compte de cette mécanique.

Dans les ailes des *Paleodictyoptera* la nervure désignée ordinairement comme RS, apparaît comme une nervure bien développée et répésente avec ses ramifications un système mécanique assez indépendant, séparé de R, c'est-à-dire un élément de structure à part. Je cite une liste d'exemples (pages 31 et 32) d'une position parcille chez les *Palaeodictyoptera*, les *Protorthoptera* et les *Protoblattoidea* (par exemple fig. 4). Chez les Ephémères est aussi bien exprimée l'indépendance de la nervure qui était traitée par certains auteurs comme RS (M d'après Morgan). Chez les autres Insectes nous trouvons aussi des exemples de l'indépendance de RS du R, par exemple chez les Ephémères, les Termites, les Neuroptères (fig. 5), chez certains Lépidoptères (fig. 6 et 7).

De cette manière R et RS représentent des nervures séparées et indépendantes depuis leur origine. Chez une serie de formes spécialisées elles sont parfois étroitement liées l'une à l'autre et ont une base commune. Chez d'autres elles gardent une Indépendance assez nette. A cette nervure séparée, ordinairement reconnue comme une branche de R je donne le nom d'antemediana (Am), car ce n'est pas une branche de R, et parfois elle est tout à fait indépendante, et parfois liée avec M. Mais R se ramifie souvent et il y a des branches qui atteignent une certaine indépendance; une telle branche séparée de R, représentée ordinairement par une nervure supérieure pareille au R, peut-être nommée RS, mais pour éviter les malentendus il serait peut-être mieux d'abolir le terme RS et de designer les branches de R comme R_1, R_2, R_3 etc.

Chez les *Palaeodictyoptera* nous découvrons très souvent une indépendance suffisante des deux nervures de la région cubitale. Dans certains cas elles représentent des nervures complètement divisées à

partir de leur base même (fig. 4,8 et 9 et exemples a la page 33). Chez les Ephémères Cu_1 et Cu_2 sont aussi suffisamment séparés. Chez l'autres insectes plus specialisées Cu_1 et Cu_2 quoiqu'ils se détachent d'une base commune, mais très souvent ils représentent aussi des élements mécaniques séparés, et cette séparation a lieu bientôt, à la base même de l'aile. Chez les Termites tels que le *Mastotermes* Cu_1 et Cu_2 sont représentés comme tout-à-fait séparés (fig. 10), et leurs trachées dans l'embryon de l'aile de la nymphe se séparent très tôt l'une de l'autre (fig. 11).

Touts ces cas indiquent que dès les origines il y avait dans la région cubitale de nervures dènommées par moi antecubitus (Acu) et cubitus (Cu). Mes termes Acu et Cu désignent parfois les mèmes nervures qui sont désignées par les autres auteurs comme Cu_1 et Cu_2 ou comme CuA et CuP, mais celà n'est pas toujours ainsi, par exemple dans certains cas mon Acu correspond au Cu des autres anteurs, et Cu correspond à la première nervure anale des auteurs — A_1 (fig. 14).

Les embryons des ailes des ancêtres des *Pterygota* rappelaient probablement les embryons des ailes (alulae) sur le prothorax des *Palaeodictyoptera* et les *Protoperlaria* (fig. 12, 13). L'aile primitive, avant qu'elle soit devenue un organe de vol, representait une saillie latérale arrondie du corps de l'Insecte, quelque peu bigarée par les nervures principales longitudinales, distribuées tout à fait librement en divergeant radialement à partir de la base de l'aile.

Les ailes des divers Insectes nous présentent des exemples différentes des degrès d'évolution, mais partout nous trouvons les mêmes éléments mécaniques principaux des ailes primitives qui, dans une combinaison ou dans une autre, produisent la structure de l'aile des formes plus parfaites et plus spécialisées. Ce sont les mêmes nervures longitudinales principales qui, au cours de l'évolution de tous les Insectes représentent (excepté les cas chez les formes les plus spécialisées), des nervures indépendantes, des structures mécaniques indépendantes. Une telle nervure sera: costa (C), subcosta (Sc), radius (R), antemediana (Am), mediana (M), antecubitus (Acu), cubitus (Cu) et les nervures anales (A) qui varient de nombre. Devant la nervure costale se trouve parfois une nervure praecosta (P), ou bien même plusieurs nervures praecostales. Chacune de ces nervures fondamentales peut se ramifier et quelques-unes des branches atteignent une indépendance de structure suffisante, par exemple M, qui très souvent est représentée par deux branches principales M_1 et M_2 ou par IM et 2M.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXII . 1943 ВЫП. 3

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОМ МЕХАНИЗМЕ ВЫЛУПЛЕНИЯ ЭМБРИОНОВ РЫБ ИЗ ИКРЫ

Т. И. ПРИВОЛЬНЕВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства, Ленинград

Наличие энзимов, разрушающих оболочку икринки рыб при вылуплении, впервые установил Wintrebert (3) для Salmo irideus. Чтобы доказать, что движение эмбриона не является причиной разрыва оболочки икринки, он анестезирует хлороформом готовых к вылуплению эмбрионов, и вылупление анестезированных эмбрионов все-таки происходит.

Жидкость перивителинового пространства к концу вылупления становится мутной,— это он объясняет накоплением продуктов переваривания оболочки.

Тот же автор установил, что ампутация головы или хвоста эмбриона не прекращает выделения энзима вылупления, на основании чего он делает предположение, что энзим этот выделяется одноклеточными эпидермальными железами.

Позже Wintrebert (4) как будто подтвердил наличие энзима вылупления и для икры Perca fluviatilis, с тем исключением, что вылупление здесь происходит через микропильное отверстие и что некоторую роль при этом играет и движение мышц эмбриона.

Remott считает, что основная причина вылупления у костных рыб — набухание яйцеклеток, хотя он не отрицает наличия и протеолитических ферментов.

Gray (2) указывает, что вылупление не зависит от стадии развития эмбриона. Так, если инкубация икры форели шла при 5° С, — вылупившиеся личинки весили 27 мг штука; если инкубация шла при 9° С, вес личинки при вылуплении был 20 мг; при инкубации в 17° С вес вылупившейся личинки был только 14,3 мг.

Следовательно, температурный коэфициент для энзима вылупления выше, чем для процессов развития.

Hayes (1) показал, что энзим настолько мощен, что может убить эмбриона. Высокая смертность эмбрионов рыб во время вылупления, по мнению автора, объясняется высокой активностью фермента, ибо вопрос решается так: что произойдет скорее — смерть эмбриона или переваривание оболочки икринки.

Если при вылуплении некоторых рыб наличие действия энзима, как основной причины, не вызывает сомнений, то в отношении вылупления окуня и, очевидно, ерша этого сказать нельзя.

Выяснению этого вопроса, а также действия фермента вылупления на оболочки икры, находящейся на более ранних стадиях развития, чем момент вылупления, и посвящено настоящее исследование.

Вылупление эмбрионов окуня

При изучении механизма вылупления у окуня опыты были поставлены следующим образом:

Оплодотворенная икра от каждой самки делилась на три приблизительно равные части. Первая из них помещалась в кристаллизатор с водой, где происходило нормальное развитие при температуре 15—17° С. Вторая часть икры подвергалась действию низкой температуры (0° С) тотчас же после оплодотворения. Третья часть икры подвергалась действию той же температуры спустя 6 час. после оплодотворения на стадии морула крупных клеток. Продолжительность воздействия низкой температуры во всех случаях была 8 час. Указанное воздействие убивает икру.

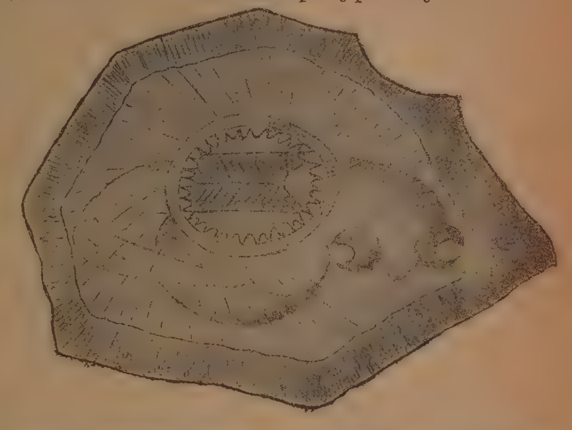


Рис. 1. Икринка окуня (perca fluviatilis) перед вылуплением эмбриона, нормально развивающаяся при температуре 15—17° С

После гибели вторая и третья части икры помещались в такие же условия, при которых содержалась первая, нормально развивающаяся часть икры.

Еще во время воздействия пониженной температурой часть погибших икринок разрушается, оставшиеся икринки разрушаются вскоре после воздействия. Содержимое икринок частично диффундирует через оболочки, и оболочки производят впечатление пустых.

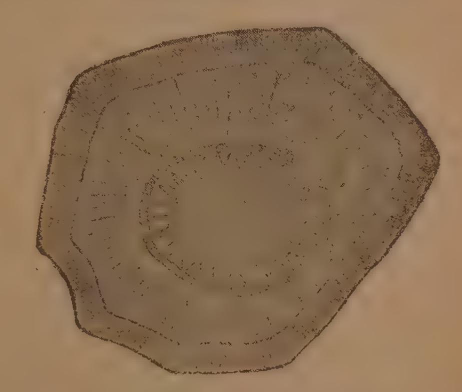


Рис. 2. Икринка окуня (perca fluviatilis), развивающаяся при воздействии низкой температуры — 0° С, взятая в те же сроки как и нормально развивающаяся (рис. 1)

На 8—10-й день после оплодотворения в первой части икры начинается вылупление эмбрионов.

Оболочки икринок к этому времени заметно изменяются. Теряется упругость оболочек, характерная для ранних стадий развития, в перивителиновой жидкости наблюдается помутнение.

Начинает увеличиваться микропильное отверстие, величина которого скоро становится вполне достаточной для того, чтобы через него мог свободно пройти эмбрион (рис. 1).

Во второй и третьей части икры оболочки претерпевают точно такие же изменения (рис. 2), хотя эмбрионы в этих икринках были убиты вскоре после оплодотворения.

Это указывает на то, что или изменение оболочек происходит без воздействия энзима вылупления, или, если и имеется энзим, то

образование его не связано с жизнедеятельностью эмрбиона. Вполне возможно, что белки, находящиеся в перивителиновом пространстве, с течением времени настолько изменяются, что приобретают способность «переваривать» оболочку икринки или даже самого эмбриона.

Действие фермента вылупления на оболочки икры ранних стадий развития

Выяснение этого вопроса было проведено при работе с икрой леща.

Если развитие леща происходит при температуре 15—16°, то вылупление значительно задерживается. На 6—7-й день развития эмбрион хорошо развит, появляется интенсивная пигментация, но вылупление при такой температуре задерживается. При перенесении икры на такой стадии развития в сосуд с водой 20—22° быстро начинается дружное вылупливание, заканчивающееся через 10—15 мин.

Освободившиеся из оболочки ферменты вылупления и были использованы при проведении опытов. 20—25 см³ икры, на 6—7-й день после оплодотворения развивавшейся при температуре 15—16°, помещалось в сосудик с таким же объемом воды. Вылупление эмбрионов из такой икры при 20—22° происходит через 10—15 мин.

Затем из сосудика удалялись вылупившиеся эмбрионы и остатки оболочек. Получилась, таким образом, вытяжка энзима вылупления. В свежеприготовленные вытяжки помещалась икра леща на разных стадиях развития, а именно: до оплодотворения, на стадии морулы, при обрастании желтка на половину при формировании эмбриона и при установлении кровообращения у эмбриона.

На всех указанных стадиях наблюдалось быстрое растворение оболочек икринок; через 20—30 мин. от оболочки оставалась только еле заметная муть.

Фермент вылупления быстро растворял оболочки икринок и, очевидно, не оказывал сильного влияния на эмбриональную ткань. Икринки, лишенные оболочки на разных стадиях развития, продолжали нормальное развитие, если они помещались в сосуды с обычной озерной водой.

Фермент вылупления, как показали дальнейшие исследования, не отличается большой стойкостью. Активность его теряется через сутки, если хранение вытяжки происходит при температуре 20—22°. При подогревании вытяжки до 70° С активность фермента также исчезает.

Икра, помещенная в охлажденную вытяжку, после подогревания последней до вышеуказанной температуры сохраняет оболочки без изменения, и развитие эмбрионов в такой вытяжке происходит нормально.

Полученные данные показывают, что в некоторых случаях (при вылуплении окуня) или вылупление происходит независимо от фермента, или образование этого фермента не связано с функциональной деятельностью эмбриона. С другой стороны, «вылупление» развивающейся икры на самых ранних стадиях развития, полученное в настоящем исследовании у леща, открывает большие возможности применения витального окрашивания при изучении физиологии эмбрионального развития, ибо оболочки икринок для многих витальных красок непроницаемы.

Литература

1. Hayes, Bioch. Journ. 24, 723, 1930,—2. Gray, Brit. Journ. Exp. Biol. vol. 6, 248, 1929.—3. Wintrebert C. R. Soc. 72, 7249, 1912.—4. Wintrebert, C. R. Soc. 95, 1146, 1927.

OH THE MECHANISM OF HATCHING IN FISH EMBRYOS

By TH. I. PRIVOLNEV

SUMMARY

Experiments carried out with egg of *Perca fluviatilis* killed by a 0° temperature show that the dissolving of egg membrane take place in the same manner as in eggs with normally developed embryos. This proves that is certain cases the hatching may occur either independently from the hatching ferment or the formation of this ferment is not connected with the functional activity of embryos.

In experiments with eggs of *Abramis brama* a ferment of hatching was obtained in water in which the hatching has taken place. This ferment gives the possibility to dissolve the membranes of eggs at any stage of development. Such eggs without membranes developed quite normally being placed in normal lake water. The hatching ferment is not stable. Its activity dissappears within 24 hours at 20—29° as well is destroyed by heating at 70°. The method of membrane dissolving would be useful in studying the physiology of embryos by means of vital stains which do not penetrate through intact egg membranes.

КОНСТАНТЫ ЖИРА ПРОМЫСЛОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ЭТОГО ЖИРА В МЕДИЦИНЕ

С. В. ЛОБАЧЕВ

Жиры диких пушных зверей до последнего времени не изучались.

В народной медицине давно и с успехом применяется при лечении ран жир медведя и барсука. Эти старые народные представления о целебных качествах жира некоторых животных в свете современных биохимических исследований о витаминах становятся понятными.

Жиры, образующиеся в животных организмах, состоят, как известно, в главной своей массе из глицеридов, т. е. сложных эфиров (эстеров),— глицерина с предельными и непредельными жирными кислотами высокого молекулярного веса. Известно также, что наиболее ценными из жиров являются те, которые богаты липоидами (в особенности лицитином) и витаминами «А» и «D». К последним относятся: околопочечный, печеночный и рыбий жир, а также жиры животных, впадающих в зимнюю спячку.

В 1938 г. я исследовал жир бурого медведя (Ursus arctos L.), а в последующие годы добыл и исследовал жир барсука (Meles meles L.), норки (Lutreola lutreola L.), лесной куницы (Martes martes L.), хорька (Putorius putorius L.), лисицы (Vulpes vulpes L.) и обыкновенной белки (Sciurus vulgaris L.).

Работы эти были начаты мной в Кузнецовской участковой больнице Калининской области и закончены в Москве.

У ряда пушных животных жир при исследовании делился на жир, полученный из подкожножировой клетчатки, и на жир, собранный с внутренних органов. Определялись: удельный вес — пикнометром, температура плавления в V-образном капилляре, а застывания — по Вольфбауеру. Рефракция определялась на рефрактометре Аббе. Для омыления жир обрабатывался спиртовым раствором едкого кали, а избыток оттитровывался соляной кислотой. Определение иодного числа произведено по методу Гюбля.

1. Жир медведя

Бурый медведь (Ursus arctos L.) распространен от южных частей тундры по всем большим лесам к югу до предгорий Карпат, многочисленен на Кавказе, а в Сибири распространен до южных границ лесов.

В СССР добывают за год до 4 тысяч бурых медведей. С осени медведи, залегающие в спячку, сильно жиреют. В осенние месяцы перед залеганием на зиму они переходят преимущественно на растительные корма, максимально насыщая свои жировые запасы витаминами и другими веществами, определяющими полноценность кормов.

Только так и можно понять замечательное явление природы, где зверь не только перезимовывает шесть холодных месяцев без корма, но в этот же зимний период приносит детенышей и выкармливает новорожденных молоком, в котором должны быть все элементы, обеспечивающие рост и развитие молодняка.

Народная медицина давно считает жир медведя целебным средством, и население таежных районов широко и с успехом применяет этот жир для лечения ран. В далеких лесных починках я неоднократно видел успешное применение медвежьего жира и при куриной слепоте (гемеролопии). Очевидно, здесь ускорялось возобновление зрительного пурпура. При употреблении в пищу жира легче переносятся зимние морозы.

В августе 1938 г. я убил двух бурых медведей, исследовал в возможных для меня пределах физико-химические свойства медвежьего жира и затем применил его при лечении некоторых ран.

Жир был разделен на полученный из подкожножировой клетчатки и на собранный с внутренних органов. При обычной температуре жир представляет собой полужидкую, слегка желтоватого цвета массу, при стоянии медленно расслаивающуюся на верхний прозрачный и нижний зернистый слой. Наружный жир был мелко порезан и вытоплен, затем высушен над прокаленным Na_2So_4 и профильтрован.

Результаты исследования сведены в таблицу констант жира бурого медведя.

Таблица 1

Константы жира бурого медведя

Константы	Жир наружный	Жир внутренний
Удельный вес при 15°	0,91	0,91
Рефракция при 40°	52,6	53,3
Иодное число Гюбля	73,13	78,97
Число омыления Кетсторфера	195,23	200,27
Число Рейхерта Мейсля	не определено	—
Температура плавления	36°	35°
Температура застывания	21°	—

По Bull, жир белого медведя имеет: удельный вес при 15°—0,92, число омыления—187,9 и иодное число—147.

Жир медведей из районов, где медведи питаются кедровыми орехами, имеет более высокое иодное число. Жир применялся на ранах с большой зоной повреждения, преимущественно на рваных ранах. Края этих ран обладают малой способностью к регенерации, так как поражены на значительном протяжении. Из-за обширности повреждения они не могут быть подвергнуты первичной обработке, поэтому и заживление их идет вторичным натяжением. Всего было подвергнуто лечению 52 случая.

Параллельно лечение сходных ран велось рыбьим жиром и вазелиновым маслом.

Выводы, к которым можно прийти в результате наших наблюдений, следующие. Медвежий жир, полученный от зверя осенью, перед залеганием в спячку, будучи простерилизован, содействует регенеративным процессам и ускоряет ход заживления ран с потерей вещества, заживление которых идет вторичным натяжением. Грануляционная ткань образуется хорошо, мало повреждается при перевязках и хорошо переходит в рубцовую ткань. Эпителизация поверхности раны с краев, а также из сохранившегося эпителия выводных протоков желез и случайно сохранившихся групп эпителиальных клеток при применении медвежьего жира заметно ускоряется. Жир от медведя, добытого весной и в начале лета, менее активен и дает худшие результаты при лечении ран.

2. Жир барсука

Барсук (Meles meles L.) из семейства куниц (Mustelidae) встречается в лесах Средней и Северной Европы. На европейский рынок поступает в год свыше 100 тысяч шкур барсука. Осенью, к моменту залегания в норы, барсуки сильно жиреют. Этот жир, подобно жиру медведя, в народной медицине давно употребляется при лечении ран.

После опубликования заметки о благоприятных впечатлениях, полученных мною от применения жира бурого медведя при лечении некоторых ран, начальник Государственной инспекции охоты по Московской области Н. И. Кочетков предложил провести подобный опыт с жиром барсука, для чего любезно предоставил мне необходимый материал.

В расплавленном виде жир почти бесцветен и имеет специфический запах. Константы жира барсука представлены на таблице 2.

Таблица 2

Константы жира барсука

Константы	Жир наружный	Жир внутренний
Удельный вес при 15°	0,92	0,92
Температура плавления	35°	34°
Температура застывания	22°	—
Рефракция при 40°	51,9	52,5
Иодное число Гюбля	70,0	73,2
Число омыления	200,0	203,0

Всего проведено под жиром барсука лечение 49 различных ран. Жир применялся на ранах с большой зоной повреждения, заживление которых идет вторичным натяжением, и при ожогах с большой обожженной поверхностью, где требуется ускорение процессов регенерации. Ни в одном случае мы не наблюдали вредного действия простерилизованного барсучьего жира на раненную поверхность. Ход заживления ран ускорялся, раны покрывались хорошей грануляционной тканью и хорошо эпителизировались. Этот результат мы получили от применения жира барсука, добытого осенью перед залеганием в так называемую зимнюю спячку.

Жир барсука, добытого весной и в начале лета, не давал таких хороших результатов, как осенний жир.

3. Жир млекопитающих, не впадающих в спячку

Из этих жиров я исследовал — из отряда грызунов жир белки (Sciurus vulgaris L.) и из отряда хищников жир норки (Lutreola lutreola L.), хорька (Putorius putorius L.), лесной куницы (Martes martes L.) и лисицы (Vulpes vulpes L.)

Константы жира млекопитающих, не впадающих в спячку, представлены на таблице 3.

Таблица 3

Константы жира лисицы, норки, лесной куницы, хорька и белки

Константы	Жир лисицы	Жир норки	Жир лесной куницы	Жир хорька	Жир белки
Удельный вес при 15°	0,9227	0,9202	0,9229	0,93	0,92
Температура плавления	32°	30°	38°	33°	11°
Температура застывания	26°	27°	28°	21°	1°
Число омыления	205	208	210	201	218
Иодное число	58,7	64,5	58,0	63,4	107

Жиры четырех видов хищников имеют между собой большое сходство. В расплавленном виде они почти бесцветны и без запаха. При комнатной температуре они тверды, и лишь жир норки напоминает собой густой вазелин. Наибольшая температура плавления и меньшее иодное число — в жире лесной куницы.

Жир белки бесцветен и без запаха. Жир белки из районов Сибири, где белка питается кедровыми орехами, имеет более высокое иодное число. Жиры животных, не впадающих в зимнюю спячку, не представляют интереса как средство, допустимое при лечении ран, так как в наших опытах (28 случаев) не наблюдалось ускорения хода заживления ран, лечение которых велось под этими жирами.

4. Выводы

1. Жиры промысловых млекопитающих, впадающих в так называемую зимнюю спячку (медведь, барсук), помимо их пищевого значения, являются своеобразным лекарственным средством, зависящим от наличия в них витастеринов «A» и «D» и, повидимому, иода.

2. Жир медведя и барсука, добытый осенью, перед залеганием в зимнюю спячку, будучи простерилизован, представляет ценное средство при лечении ряда ран, содействуя регенеративным процессам и ускоряя ход заживления раны.

3. Жир медведя и барсука изменяется по сезонам. Активность жира, добытого весной и летом, ниже активности осеннего жира. Это стоит в связи с питанием животных. По качеству медвежий жир лучше барсучьего.

4. Жиры промысловых млекопитающих, не впадающих в зимнюю спячку, не дают лечебного эффекта.

5. Жир медведя и барсука может применяться, в зависимости от показания, как в чистом виде, так и в виде эмульсий. В холодное время года они менее прогоркают и окисляются. Для предотвращения бактериальной порчи необходимо добавлять в эмульсии, предназначаемые для хранения, антисептики.

При создании фармацевтических форм из указанных жиров надо иметь в виду наличие в них витастеринов и их отношение к добавляемым лекарственным веществам.

CHARACTERISTICS OF FUR ANIMAL GREASE AND ITS USE IN MEDICINE

By S. V. LOBACHEV

SUMMARY

The grease of fur animals which have a winter dormancy period such as the bear and the badger represent valuable substances for wound therapy. The therapeutic activity of the grease is higher before the dormancy period in the fall than in spring and summer time. The bear grease has better qualities than the badger grease. The grease of animals without winter dormancy produce no curative effect. The grease may be applied in pure condition as well in emulsions. In the later case antiseptics should be added.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXII 1943 ВЫП. 3

ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНОГО ЦИКЛА АКТИВНОСТИ И РЕАКЦИИ НА ГРАДИЕНТ ТЕМПЕРАТУРЫ ОБЫКНОВЕННОГО И СТЕПНОГО ХОРЬКОВ

(Putorius putorius L. и P. eversmanni Less.)

Н. И. КАЛАБУХОВ

Лаборатория экологии Московского зоопарка

I. Введение

Изучение эколого-физиологических особенностей близких форм животных имеет большое значение для установления закономерностей возникновения адаптивных признаков и дивергенции видов. Взаимодействие организма и внешней среды, находящее свое отражение в приспособлении животных и растений к условиям существования, должно быть наиболее выражено именно на этом этапе, на стадии возникновения различных форм внутривидовой изменчивости или близких видов одного рода и, в особенности, в признаках наиболее пластичных, наиболее зависимых от внешней среды,— именно эколого-физиологических. Мы уже ранее отмечали значение этих особенностей близких форм животных (Калабухов, 1936, 1937, 1940 б) и в ряде других статей останавливались на эколого-физиологических особенностях некоторых близких видов грызунов (лесная и желтогорлая мыши,—Apodemus sylvaticus L. и A. flavicollis Melch. и малый и крапчатый суслики — Citellus pygmaeus Pall. и C. suslica Gueld), так же, как и различных форм их внутривидовой изменчивости (горные и равнинные, северные и южные формы — Калабухов, 1937, 1939 а, б, 1940 а, б).

На основе изучения близких форм грызунов мы пришли к некоторым выводам о закономерности проявления экологических признаков у близких форм (Калабухов, 1940 а, б). Но выполненные исследования поставили ряд новых вопросов, требующих дальнейшего изучения. В частности, возникла необходимость установить, в какой мере отличия близких форм, установленные для грызунов, характерны для других групп млекопитающих.

Следовало учитывать, что зависимость от условий существования у грызунов должна быть выражена наиболее ярко, так как, будучи растительноядными, эти зверки находятся в большой зависимости от характера биотопов (см., например, Бируля, 1936; Наумов, 1937; Калабухов, 1940 а). Точно так же мелкие размеры и несовершенная терморегуляция определяют их значительную чувствительность к климатическим факторам (например, Свириденко; 1934. Слоним, 1938; Стрельников, 1940).

Не в меньшей мере зависит их численность от деятельности хищников (например, Калабухов, 1935; Янушко, 1938).

Все это определяет значительно бо́льшую зависимость грызунов, по сравнению с другими млекопитающими, как, например, хищные или копытные, от влияния факторов отбора.

Значительно меньше зависят от условий существования некоторые другие группы млекопитающих. Так, например, хищные млекопитающие, вследствие характера своего питания и бо́льшей подвижности, менее привязаны к определенным

биотопам, вследствие наличия у них совершенной терморегуляции менее зависят от климатических факторов и в большинстве случаев не имеют естественных врагов. Поэтому мы поставили очередной задачей своих исследований в данном направлении изучение эколого-физиологических особенностей близких форм некоторых хищных млекопитающих.

Выполнение подобного рода исследований казалось нам целесообразным и по другим причинам. Для целого ряда близких видов хищных млекопитающих или форм их внутривидовой изменчивости установление этих особенностей могло иметь значение в связи с разрешением некоторых вопросов, связанных с содержанием их в неволе, или их разведения. Напомню ряд фактов, говорящих о том, что в некоторых случаях незнание этих особенностей близких форм влечет за собой прямую неудачу попыток их содержания или разведения. Так, например, в зверосовхозах и зоофермах нашей страны в широких масштабах разводят американскую норку (Lutreola vison Briss.), но разведение европейской норки (Lutreola lutreola L.) осуществить до сих пор не удавалось (Новиков, 1939).

Точно так же не удается получать потомства от лисички-корсака (Vulpes corsac L.), хотя красная лиса (Vulpes vulpes L.) и североамериканский вид (Vulpes fulva Blan.), так же, как и их цветные вариации (серебристо-черные лисы и сиводушки), прекрасно разводятся в неволе. В зоопарках, зоосадах и зверинцах не размножаются и часто гибнут барсы, хотя наиболее близкая к ним форма — леопарды — живут хорошо в неволе и приносят потомство.

Поэтому мы считаем, что изучение эколого-физиологических особенностей близких форм хищных млекопитающих представляет не только теоретический, но и практический интерес.

В качестве объектов для этих исследований были взяты представители двух семейств хищных млекопитающих, значительно отличающихся по своим морфологическим, физиологическим и экологическим особенностям, именно — из куньих (Mustelidae) близкие формы хорьков и из собакообразных (Canidae) близкие формы лис.

В настоящей статье изложены результаты некоторых исследований, выполненных с хорьками.

Близкие формы хорьков, именно — обыкновенный (Putorius putorius L.) и степной (Putorius eversmanni Less.), были взяты в качестве объекта исследования, исходя из целого ряда соображений. Прежде всего, мы учитывали, что эти две формы настолько близки между собой, что еще до сих пор остается окончательно неразрешенным вопрос, являются ли обыкновенный и степной хорьки разными видами или только географическими формами внутривидовой изменчивости. В то время как ряд авторов (Волчанецкий, 1929, 1937; Зверев, 1931; Свириденко, 1936; Тихвинский, 1937) считали Putorius putorius L. и Putorius eversmanni Less. самостоятельными видами, другие, как, например, Покок (Pocock, 1936), имевший возможность изучить сборы по хорькам из различных областей Европы и Азии, предполагает, что Putorius eversmanni является лишь подвидом Putorius putorius. Наиболее верным является, видимо, взгляд, высказанный в монографии С. И. Огнева (1931, стр. 689), считающего, что «хори (т. е. Putorius putorius и Putorius eversmanni) **находятся на крайней стадии эволюционного расхождения подвидов, почти достигших степени видовой дифференцировки**».

Эта неопределенность представлений о таксономическом положении двух форм хорьков весьма напоминает взгляды на взаимоотношения двух форм лесных мышей (Apodemus flavicollis Melch. и Apodemus sylvaticus L.), эколого-физиологические особенности которых нами изучены ранее (Калабухов, 1937, 1939 а, б, 1940 а, б). Напоминаю, что в этих исследованиях нам удалось установить, что эти морфологически весьма близкие формы мышей крайне резко отличаются по эколого-физиологическим признакам. Представляющими особый интерес для подобного рода исследований явились также несомненные отличия в условиях существования этих двух форм, именно —

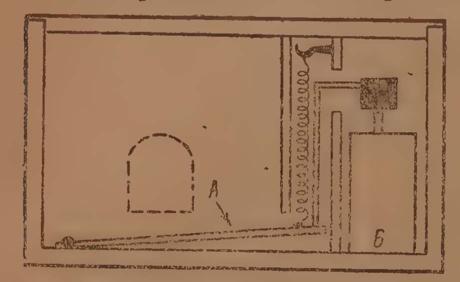
приуроченность Putorius putorius к лесной зоне северо-западной части Евразии (до Урала) и заселение Putorius eversmanni степных и полупустынных районов юго-восточной Европы и Азии. Следует лишь указать, что все же эти формы не являются примером викариатного распространения, как, например, это имеет место для двух изученных нами ранее видов сусликов (крапчатого Citellus cuslica Gueld и малого Citellus pygmaeus Pall.), так как обыкновенный хорек в южных районах Европейской части СССР, в Румынии и Венгрии, по лесным массивам и долинам рек проникает в область обитания Putorius eversmanni (см., например, Калабухов и Раевский, 1930; Огнев, 1931; Pocock, 1936).

Наконец, наличие разнообразных форм внутривидовой преемственности, как географической, так и индивидуальной — альбинизм, эритризм (см., например, Miller, 1912; Pitt, 1921; Огнев, 1931, Pocock, 1936; Timofeef-Ressovsky, 1939) — особенно привлекло наше внимание к хорькам, так как очевидно, что возникновение близких форм тесно связано с процессами внутривидовой изменчивости (Калабухов, 1936, 1937, 1940 б).

2. Материал и методика исследований

Материалом для исследований, описанных в настоящей статье, послужили: 9 экз. (4 самки и 5 самцов) обыкновенного хорька (Putorius putorius L.) из окрестностей Москвы и 6 экз. (5 самок и 1 самец) степного хорька (Putorius eversmanni Less.) — из Хабаровской области 4 экз. и из Киргизской ССР 2 экз.

Большинство животных исследовано половозрелыми, в возрасте от 1 до 4 лет, но четыре Putorius putorius находились под наблюдением также и в более молодом возрасте (начиная с 1—3 месяцев), что позволило также частично проследить, как меняются изученные показатели с возрастом.



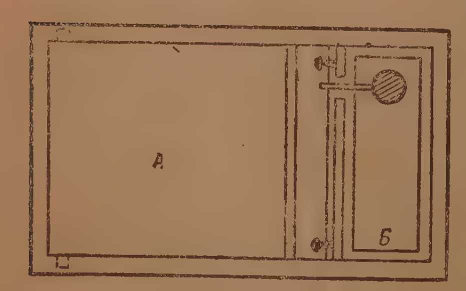


Рис. 1. Актограф — гнездовая камера для хорьков (наверху — вертикальный разрез, внизу — план). А — подвижной пол Б — регистрирующий прибор

Методика исследований, в соответствии с поставленными задачами, была та же, что и техника экспериментов с близкими видами грызунов (Калабухов, 1939 а, б).

В целях изучения суточной ритмики активности хорьков мы применяли автоматическую регистрацию длительности периодов пребывания этих зверков в гнездовых камерах и вне их, в условиях содержания в больших клетках или вольерах. В отличие от актографов, описанных ранее (Калабухов, 1939 а), принцип конструкции приборов, учитывая большую подвижность зверков, был изменен: подвижный пол был установлен непосредственно в гнездовой камере (рис. 1).

Тем самым мы могли не ограничивать деятельность животных, помещая домик-актограф в клетку или вольер любых размеров, т. е. в условия, наиболее близкие к естественным. Домик с подвижным полом, применявшийся нами, имел размеры 50 $\times$ 30 $\times$ 25 см и был раз-

делен на две части сплошной перегородкой. Одна часть домика — гнездовая камера — имела подвижной пол толщиной 0,5 см, подвешенный к перегородке на пружинах из тонкой стальной проволоки сечением 1 мм, которая была отделена от остальной части гнездовой камеры внутренней перегородкой, не доходящей до дна домика на 2,5 — 3 см и позволяющей полу опускаться при входе зверя в домик и подниматься при его выходе. От подвижного пола через основную перегородку проходил проволочный рычаг, передававший движения пола на стоявший во второй половине домика самопишущий прибор (барограф) с 24-часовым оборотом барабана.

Как и в предыдущих исследованиях, запись велась на закопченых бумажных лентах, фиксируемых в растворе канифоли в спирту, в отличие от записи посредством актографа, описанной нами ранее (Калабухов, 1939 а). Вследствие того, что эта запись велась от подвижного пола в гнездовой камере, при пребывании животного в домике черта шла на верхней части ленты и, наоборот, при пребывании снаружи — по нижней. Учитывая, что температурные условия влияют на характер активности млекопитающих (например, Gerstell, 1939), в настоящем сообщении мы излагаем лишь те данные, которые получены при температуре от 15 до 20°.

Для изучения реакции зверей на градиент температуры мы пользовались градиент-прибором Гертера больших размеров, специально смонтированным для этих исследований в лаборатории экологии Московского зоопарка. Состоящий из алюминиевого основания (пластины толщиной 0,8 см) и стенок (деревянные рамы, затянутые сеткой), как и конструированный нами ранее аппарат Гертера для грызунов (Калабухов, 1939 б), этот градиент-прибор по своим большим размерам (длина 3,6 м, ширина 80 см, высота 80 см) является единственным из существующих в мире, позволяющим работать с млекопитающими среднего размера.

Обогревание прибора с одного конца проводилось посредством электрической плитки, охлаждение — применением смеси льда и воды, помещенной в особом баке, подвешенном под опущенным вниз «холодным» концом прибора. В опытах с хорьками, с целью исключить влияние изменений освещения в течение опыта, прибор полностью затемнялся, за исключением узких щелей с обеих сторон вдоль его пола, через которые производились наблюдения за животными. Отметки их положения производились через каждые три минуты, всего для каждого экземпляра производилось 50 отчетов: 25 в один день и 25 в другой. Опыты велись в одни и те же часы — с 14 до 17 час.

3. Особенности распределения активности обыкновенного и степного хорьков в течение суток.

Прежде чем переходить к сравнению особенностей активности двух форм хорьков, мы считали необходимым выяснить характер и размах внутривидовой изменчивости этого признака. Хотя количество животных в наших опытах было ограниченным, все же путем многократных записей (всего 67 для Putorius putorius и 44 для Putorius eversmanni) нам удалось установить, что характер активности половозрелых животных одного и того же вида крайне сходен. На рис. 2 мы приводим кривые распределения активности для отдельных экземпляров Putorius putorius L. при примерно одинаковых температурах в июне — июле 1940 г. На этих кривых ясно выражена монофазность ритмики активности Putorius putorius, причем мы видим, что период активности приурочен к вечерним и ночным часам (от 20 до 4 час.). В меньшей степени и лишь у некоторых экземпляров выражено некоторое уменьшение активности в полночь, равно как и некоторое ее проявление в полуденные часы, связанное,

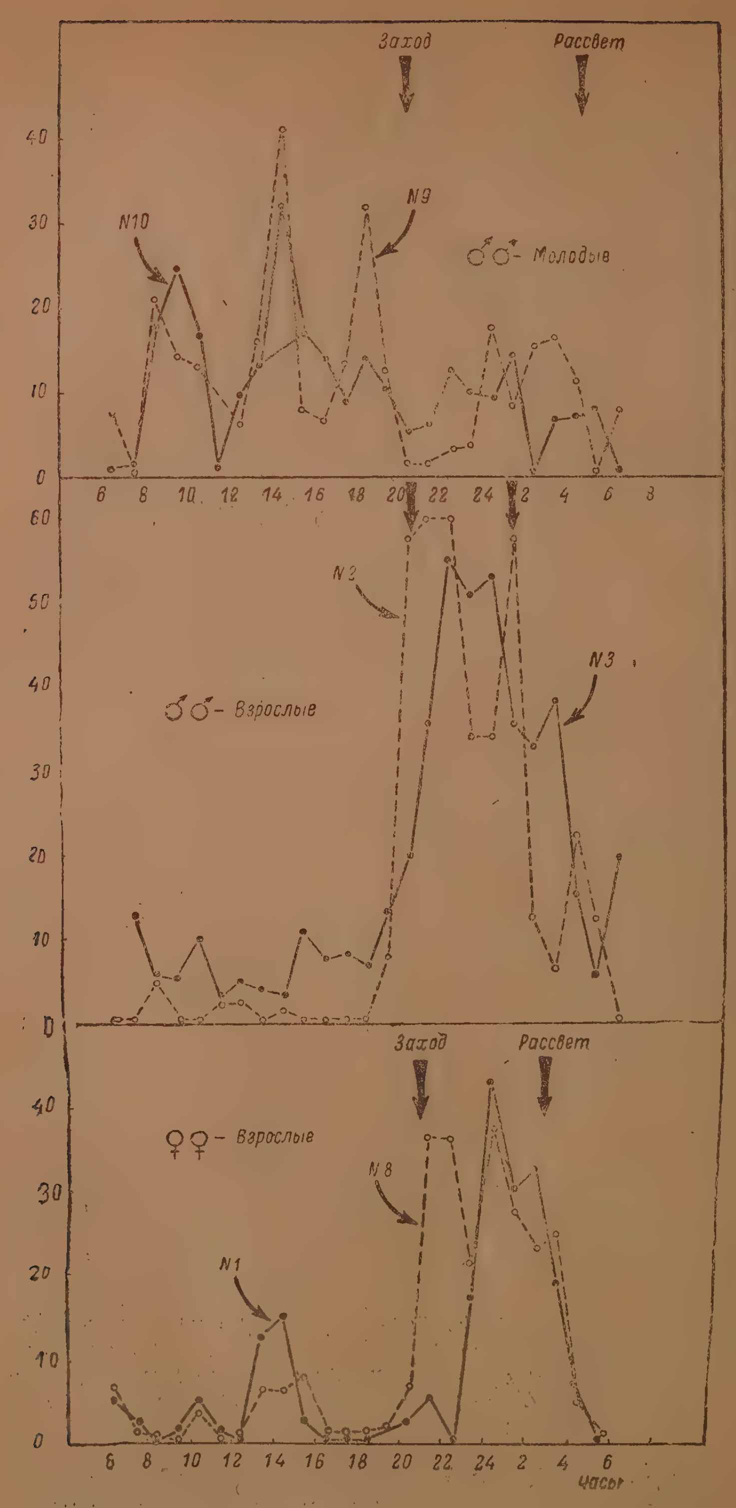


Рис. 2. Распределение активности у хорьков (Putorius putorius L.) разного пола и возраста

видимо, с получением корма в этот период (13—15 час.). Эту особенность следует отметить, так как у других куньих зоопарка, как и у хорьков, в определенных условиях (см. далее) ритмика активности тесно связана с периодами кормления. В частности, для соболей и куниц Пономарев (1943) установил факт распределения активности в дневные часы в течение двух периодов, связанных со сроками утренней и вечерней кормежек.

Мы же наблюдали это явление у хорьков, содержащихся на соболятнике и в одном из павильонов орнитологической секции зоопарка, в совершенно иной форме.

Действительно, и у этих зверков наблюдалось значительное увеличение активности в дневные часы, в период кормления, но все же максимальную активность эти животные проявляли в ночные часы, хотя некоторые из них (самец № 3) содержались в зоопарке в течение нескольких лет, а другие (например, самка № 1) были доставлены в зоопарк молодыми и выращены в этих условиях (рис. 2).

Ставя этих животных в условия, одинаковые со всеми другими содержащимися в вольере лаборатории экологии хорьками, мы в пер-

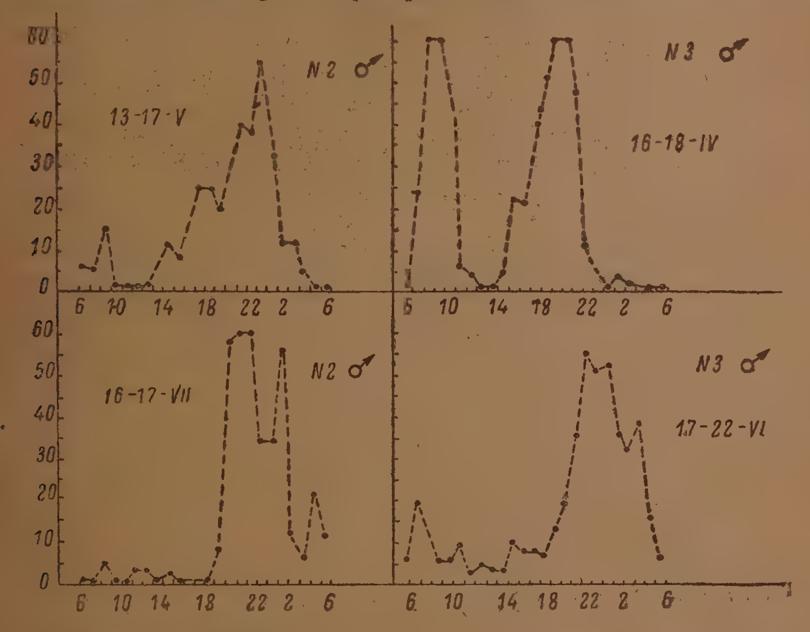


Рис. 3. Изменение активности Putorius putorius в зависимости от условий. Наверху—запись при двукратном кормлении, внизу — содержание в условиях, одинаковых с другими хорьками (кормление между 13 и 15 час.)

вые же дни наблюдали у них проявления характерной и для других Putorius putorius четкой ночной ритмики активности, хотя кормление их проводилось между 13 и 15 час. (рис. 3).

Это было первым выводом, который можно было сделать при обработке актограмм Putorius putorius. Вторым интересным фактом, установленным при изучении суточного цикла этих зверков, явилось наличие существенных возрастных изменений в характере активности. На рис. 2 и в табл. 1 приведены данные по активности двух молодых Putorius putorius L. в возрасте 2—2,5 месяцев, которые резко отличаются от показателей, характерных для взрослых, меньшей активностью и ее равномерным распределением в течение всех суток, даже с некоторым ее преобладанием в дневные часы (рис. 2 и табл. 2 и 3).

Эта полифазная активность характерна и для молодых куниц (Пономарев, 1941).

Некоторые отличия в активности были отмечены нами у самок и самцов (табл. 2, 3 и рис. 2). Самки, в частности, отличаются значительно меньшей активностью в «дневные» часы (9,8 — 13,7% против

Таблица 1

Активность молодых самцов Putorius putorius L.
(26 августа — 10 сентября 1940, t° 12—18°)

№ хорька	Число суточных записей	Активность за 24 часа в минутах	Активность, в % от общей, за 12 час. от 18 до 6 час.	от 6 до 18 час.
10	7	265,7	40,9	59,1
9	5	273,8	46,4	53,6

21,1 — 27,2% для самцов). Нам удалось также установить, что активность хорьков меняется в зависимости от температурных условий, но материалы, собранные по данному вопросу, будут изложены в следующем сообщении, касающемся некоторых особенностей терморегуляции этих животных.

Таблица 2

Общая активность половозрелых хорьков (Putorius putorius L. и Putorius eversmanni Less.) при температуре +15 +20°

Putorius putorius L. №	Пол	Число суточных записей	Активность за 24 часа, в минутах	Putorius eversmanni Less. №	Пол	Число суточных записей	Активность за 24 часа, в минутах
8	Самка	9	303,8	6	Самка	6	122,6
1	»	6	341,6	15	»	8	149,3
2	Самец	6	375,5	4	Самец	6	195,7
3	»	4	462,1	7	Самка	6	249,6
				5	»	9	492,6
				16	»	5	574,6
	Среднее	25	370,7		Среднее	40	297,4

Переходя к данным по активности степных хорьков, можем отметить определенные отличия между двумя этими формами.

Если вывод о несколько меньшей активности Putorius eversmanni нельзя сделать с достоверностью, хотя у четырех хорьков из шести этого вида активность ниже не только чем у взрослых Putorius putorius (122,6 — 249,6 вместо 303,8 — 462,1), но даже чем у менее активных молодых обыкновенных хорьков (265,7 — 273,8), то все же вполне очевидно их отличие в распределении активности в течение суток (табл. 3 и рис. 4).

У степных хорьков ночная ритмика активности выражена менее четко, чем у обыкновенных, и в дневные часы они значительно более деятельны. Так, на период от 6 до 18 час. у Putorius eversmanni приходится от 22,1 до 54,6% всей активности — в среднем

Таблица 3

Относительное распределение активности у хорьков (Putorius putorius L. и Putorius eversmanni Less.) в % от общей за 24 часа

Putorius putorius L				Putorius eversmanni Less.			
№	Пол	За 12 часов 18—6 час.	За 12 часов 6—18 часов	№	Пол	За 12 часов 18—6 час.	За 12 часов 6—18 час.
8	Самка	90,2	9,8	7	Самка	77,9	22,1
1	»	86,3	13,7	16	»	76,3	23,7
3	Самец	78,9	21,1	15	»	63,4	36,6
2	»	72,8	27,2	5	»	60,0	40,0
				6	»	57,9	42,1
				4	Самец	45,4	54,6
	Среднее	82,0	17,9		Среднее	63,5	36,5

36,5%, в то время как у обыкновенных на эти же часы приходится всего 9,8—27,2%—в среднем 17,9% (табл. 3).

Эти отличия в распределении активности особенно ясно выражены как при сравнении зверков одного и того же пола (табл. 3), так и на кривых распределения активности в течение суток (рис. 2 и 4).

Так же как и для обыкновенных хорьков, для самок степного хоря мы отметим относительно бо́льшую активность, по сравнению с самцом, в ночные часы: 57,9—77,9% против 45,4% (табл. 3). Сопоставление наших выводов с наблюдениями над хорьками в естественных условиях (Волчанецкий, 1929, 1937; Калабухов и Раевский, 1930; Огнев, 1931; Зверев, 1931; Свириденко, 1936; Тихвинский, 1937) позволяет утверждать, что и в природе также имеет место отличие в суточной ритмике активности обеих форм хорей. В то время как случаи встреч обыкновенного хоря в дневные часы крайне редки, степной хорек встречается днем на поверхности земли весьма часто. Наши данные показывают, что эти отличия в поведении не случайны и сохраняются у зверей даже после их содержания в неволе в течение нескольких лет.

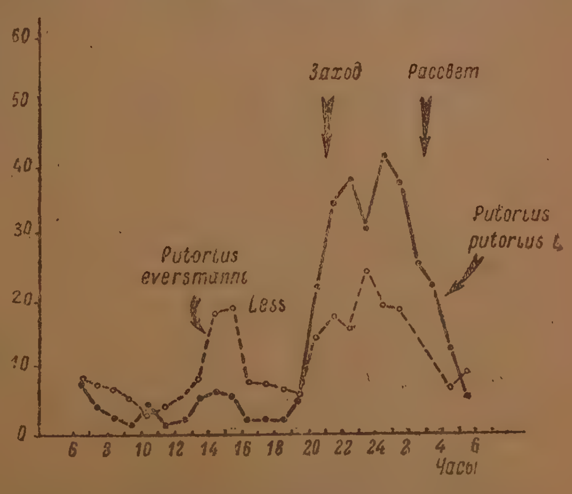


Рис. 4. Распределение активности взрослых хорьков в течение суток

4. Особенности реакции обыкновенного и степного хорьков на градиент температуры

Переходя к данным изучения реакции хорьков на градиент температуры, мы должны прежде всего указать, что изучение термотактического оптимума или предпочитаемой температуры различных

видов летучих мышей и грызунов (Herter, 1934, 1936; Калабухов, 1939 б) показало, что этот признак безусловно тесно связан с особенностями терморегуляции различных видов млекопитающих. Было установлено, что предпочитаемая температура несомненно связана как с особенностями, определяющими различия в теплоотдаче различных форм (например, размеры тела: Herter, 1936, густота мехового покрова; Herter und Sgonina, 1938), так и с характером химической терморегуляции (Калабухов, 1939 б, в, 1940 а). Поэтому изучение реакции на градиент температуры близких форм хорей представляет для нас большой интерес, так как может служить указанием на ряд существенных особенностей в характере терморегуляции у этих зверков, которые необходимо было изучить в дальнейшем.

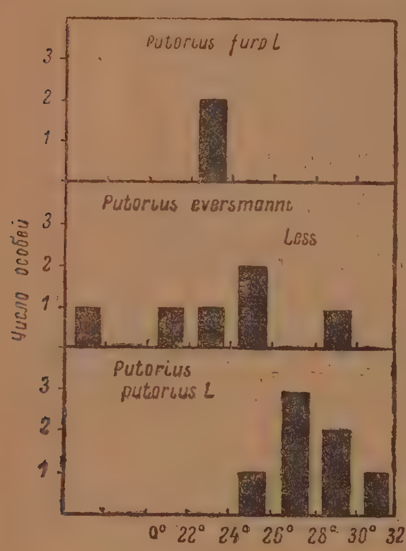


Рис. 5. Предпочитаемая хорьками температура

Данные, полученные в результате этих исследований, приведены в табл. 4 и рис. 5.

Прежде чем переходить к сравнению обеих форм хорьков по этому признаку, необходимо указать, что мы не обнаружили у них возрастных отличий в предпочитаемой температуре (табл. 4), вероятно в связи с тем, что у молодых хорьков (Putorius putorius) в возрасте 2—2,5 месяцев, исследованных нами, терморегуляция была уже вполне развита.

Полученные данные позволяют говорить о том, что оба вида хорьков несомненно отличаются по реакции на градиент температуры. Не основываясь на различиях средних, так как все же материал недостаточен для достоверного суждения об их значимости, мы остановимся на индивидуальной изменчивости данного признака у обеих форм хорей. Приведенные в табл. 5 и рис. 5 данные говорят о том, что из 7 обыкновенных хорьков ни один не имел столь низкую предпочитаемую температуру, как 4 степных хорька (17,14°—24,05°), а 6 из 7 хорьков имели предпочитаемую температуру выше, чем 5-й степной хорек (25,56°). Лишь 6-й, Putorius eversmanni, предпочитал высокую температуру (29,78°). Вывод о несколько большей «теплолюбивости» и большей четкости на градиент температуры для Putorius putorius L. представляет значительный интерес, так как говорит об отличиях в терморегуляции у обеих форм хорей. Исходя из полученных нами ранее (Калабухов, 1939 в, 1940 а) данных о роли чувствительности организма к температуре для терморегуляторных реакций, подтвержденных недавно экспериментами Гертера (1940), мы можем предполагать, что у обыкновенного хорька терморегуляция должна быть более совершенной чем у степного, так же как это было обнаружено в случае сравнения лесной и желтогорлой мышей Apodemus sylvaticus L. и Apodemus flavicollis Melch. (Калабухов, 1939 б, 1940 а). При этом наиболее вероятно, что эти отличия связаны как с различной теплопроводностью покровов (ср. Herter und Sgonina, 1938), так и с особенностями в химической терморегуляции (Калабухов, 1938 в; Herter, 1940).

Не имея возможности прямо установить, как меняется интенсивность газообмена у этих форм при разной температуре, мы сравни-

Таблица 4

Предпочитаемая температура обыкновенных и степных хорьков (Putorius putorius L. и Putorius eversmanni Less.)

Вид	№№ хорьков	Пол	Возраст	Число отчетов	Предпочитаемая температура
Хорек обыкновенный Putorius putorius L.	3	Самец	Взрослый	50	25,37°
	10	»	Молодой	50	26,18°
	1	Самка	Взрослая	50	26,98°
	8	»	»	50	27,41°
	11	»	Молодая	25	28,87°
	2	Самец	Взрослый	50	29,60°
	9	Самка	Молодая	50	30,11°
		Среднее	—	325	27,79°
Хорек степной Putorius eversmanni Less.	15	Самка	Взрослая	100	17,14°
	7	»	»	50	21,86°
	16	»	»	50	22,86°
	4	Самец	»	50	24,05°
	5	Самка	»	50	25,56°
	6	»	»	50	29,78°
		Среднее	—	350	23,58°

вали интенсивность обмена веществ у степных и обыкновенных хорьков путем определения величины потери в весе при непродолжительном голодании. Для этой цели зверки, получавшие обычно корм в 14—15 час., на следующее утро взвешивались и оставались без корма (и без воды) в течение последующих 10 час. Опыты проводились одновременно с двумя животными разных видов, причем эти пары подбирались одинакового пола и одинакового веса. Это условие было крайне важным вследствие резкого полового демор-

Таблица 5

Потеря в весе при 10-часовом голодании у обыкновенных и степных хорьков (Putorius putorius L. и Putorius eversmanni Less.)[1]

№№ опытов	Вид	№№ животных	Пол	Начальный вес в отдельных опытах, в г	Потеря в весе за 10 часов: В % от начального веса тела. Опыты: 1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	Средняя потеря в весе
1	Putorius putorius L.	2	Самец	1 055—1 110	1,48	1,80	2,36	2,60	2,88	2,22
	Putorius eversmanni Less.	4	»	1 096—1 162	2,09	2,77	2,49	4,07	4,30	3,14
					141	153	105	156	149	140,8
2	Putorius putorius L.	1	Самка	552—570	2,70	3,27	3,42	4,10	4,84	3,66
	Putorius eversmanni Less.	6	»	591—608	3,52	5,51	4,38	6,86	6,09	5,27
					130	165	128	167	123	143,2

[1] В графах для Putorius eversmanni под чертой дана потеря в весе в процентах к потере веса Putorius putorius в том же опыте.

физма в размерах у хорьков, так как самки почти в два раза меньше самцов. Затем в конце опыта зверки снова взвешивались. Опыты подобного рода проводились с каждой парой несколько раз, причем между днями опытов животные в течение 4—5 дней содержались в обычных условиях. Температура воздуха в период опытов (23 июля — 19 сентября) колебалась от 25,6 до 16°. В табл. 5 приведены полученные данные для пяти опытов с двумя парами хорьков разных видов.

Эти данные с несомненностью говорят о том, что потеря в весе при голодании в температуре воздуха от 16 до 26° у степных хорьков всегда больше, чем у обыкновенных, причем в пяти опытах из десяти эта разница составляла от 49 до 67%, в четырех других — от 25 до 41% и только в одном из опытов была всего лишь 5%.

В какой мере эти различия связаны с особенностями в условиях теплоотдачи с характером химической терморегуляции у этих форм, должны показать дальнейшие исследования.

5. Суточный цикл и предпочитаемая температура домашнего хорька — Putorius furo L.

С целью получить представление о размахе внутривидовой изменчивости изучаемых признаков у хорьков, мы воспользовались также возможностью обследовать двух самцов домашнего хорька — Putorius furo L., содержавшихся в лаборатории экологии[1]. Необходимо указать, что происхождение этой формы до сих пор является недостаточно ясным. Завезенный в давние времена в Западную Европу из Африки, в целях использования для охоты за кроликами, домашний хорек имеет ряд морфологических черт, сближающих его со степным хорьком, в то время как по другим признакам он более близок к обыкновенному (Миллер, 1912; Питт, 1921; Покок, 1936). Установление происхождения этой формы крайне осложняется не только тем, что в процессе одомашнения эти зверки приобрели ряд совершенно специфических черт, характерных для прирученных животных, но также и тем, что в Западной Европе домашних хорьков часто скрещивают с местными дикими, как, например, это указывает для Англии Дарвин («Изменения животных и растений под влиянием одомашнения», ч. II, гл. 20) и подробно описывает Питт (1921). Наконец, то, что имевшиеся у нас хорьки были полными альбиносами, как и большинство домашних хорьков, разводимых для лабораторных исследований, могло также определять наличие у них особенностей, характерных для альбиносов других млекопитающих (см. обзор этого вопроса — Калабухов, 1940 б). В табл. 6 приведены данные, полученные в опытах с этими зверками.

Мы видим, что дневной цикл активности домашнего хорька[2] резко отличается как от суточной ритмики обыкновенного, ведущего строго ночной образ жизни, так и от распределения активности, характерного для степных хорьков, которые хотя и довольно активны в дневные часы, но более половины всей длительности активности проявляют в течение ночи (рис. 2, 4, 6 и табл. 2, 3, 6). Не в меньшей степени домашние хорьки отличаются от обыкновенных по предпочитаемой температуре, выбирая зону более низких температур (22,8°—23,5° вместо 25,3—30,1°; см. также табл. 4, 6 и рис. 5).

---

[1] Хорьки, содержавшиеся в лаборатории, родились в Москве в апреле 1940 г. от родителей, полученных ВИЭМ из Англии.

[2] Оба экземпляра показали крайне сходное распределение активности в течение суток (рис. 6), хотя и несколько отличались по степени активности. Запись активности домашних хорьков производилась при температуре от 17,5° до 21°.

Таблица 6

Активность и предпочитаемая температура самцов альбиносов домашнего хорька — Putorius furo L.

№	Число суточных записей активности	Средняя активность за 24 часа в минутах	Средняя активность за 12 часов, в %		Число отсчетов предпочитаемой температуры	Средняя предпочитаемая температура
			18—6 час.	6—18 час.		
13	11	296	22,0	78,0	50	22,85°
14	7	435	29,2	70,8	50	23,53°

Степной хорек в этом случае характеризуется признаками характера, переходного между этими двумя формами (рис. 5 и табл. 4, 5).

На основании этих данных следует сделать заключение о наличии более существенных отличий между обыкновенным хорьком и домашним, чем между домашним и степным. Так как, исходя из приведенных выше соображений, едва ли легко на основании морфологических и физиологических признаков решать вопрос о возможном происхождении домашних хорьков от одной из этих диких форм,

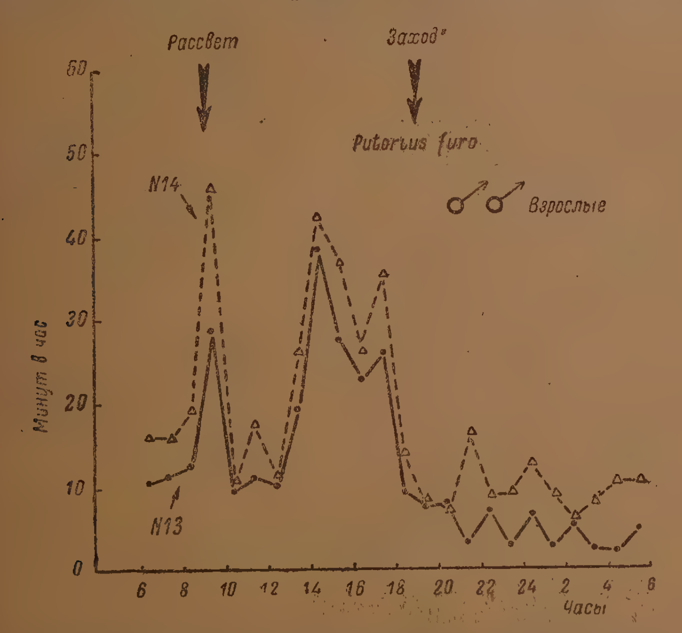


Рис. 6. Распределение активности домашних хорьков (Putorius furo L.) в течение суток. Животные содержались первую половину дня при естественном освещении, а с 16.30 по 18.30—освещались электрическим светом

следует предполагать, что эти резкие отличия между обыкновенным и домашним хорьком (как, например, переход от ночного образа жизни к дневному, изменение реакции на градиент температуры, отсутствие характерной для хорьков агрессивности, позволяющее брать зверков в руки, невыделение пахучего секрета околохвостовых желез при испуге и т. д.) могут быть как результатом одомашнения, так и следствием альбинизма.

Так, например, приуроченность активности Putorius furo к дневным часам, видимо, столь же тесно связана с периодикой их питания в неволе, как у куниц, соболей и харз зоопарка (Пономарев, 1943).

Три периода резкого увеличения активности у Putorius furo точно соответствуют времени их кормления (9, 14 и 17 час.), причем сравнительно менее четкое разделение двух последних периодов возрастания активности, видимо, связано с тем, что интервал времени между ними короче, чем между двумя первыми (3 часа вместо 5 час.— см. рис. 6).

Предпочтение домашними хорьками более низкой температуры, видимо, связано с их альбинизмом, так как Гертер (1936) установил, что белые мыши и крысы более «холодолюбивы», чем серые, что определяется особенностями структуры их шерстяного покрова (Гертер и Сгонина, 1938).

6. Заключение

Собранный нами материал по некоторым эколого-физиологическим особенностям близких форм хорьков еще недостаточен для того, чтобы ответить на целый ряд вопросов, поставленных нами в начале статьи. Прежде всего, необходимо более детально изучить индивидуальную изменчивость исследуемых признаков на значительно большем числе хорей обеих форм. Кроме того, нужно учесть, что исследованные нами Putorius eversmanni из Хабаровской области могли обладать столь значительными особенностями вследствие крайне отличных условий их существования по сравнению с хорьками из Московской области. Поэтому для окончательного установления этих особенностей желательно исследовать хорьков обоих видов из какого-либо района, где они встречаются совместно (УССР, Северный Кавказ), или исследовать эти признаки у потомства дальневосточных хорьков, полученного в условиях Зоопарка. Последняя задача представляет несомненный интерес также для установления наследственности этих эколого-физиологических признаков.

Несомненно, что детальное изучение других особенностей этих форм также необходимо для окончательного разрешения поставленной задачи. Но даже приведенный здесь далеко не полный материал позволяет нам утверждать, что оба вида хорьков отличаются по ряду крайне существенных эколого-физиологических особенностей. Все эти отличия — в характере распределения активности в течение суток, в реакции на градиент температуры и, наконец, в интенсивности обмена веществ,— вероятно, не только тесно связаны между собой, но являются также показателем наличия других глубоких отличий, характеризующих эти формы. В какой мере эти особенности связаны с условиями существования степного и обыкновенного хорьков, мы предпочитаем судить в дальнейшем, после выполнения ведущихся в настоящее время других исследований. Но если пока следует воздержаться от выводов о значении всех этих особенностей для существования животных в естественных условиях, то уже и сейчас можно указать на значение полученных данных для разрешения некоторых практических задач.

Если для этих морфологически крайне близких и ведущих довольно сходный образ жизни видов нам удалось отметить ряд существенных отличий, которые несомненно связаны с другими, столь же важными эколого-физиологическими признаками [1], то несомненно, что не меньшее число особенностей можно найти и у других близких форм пушных животных, в частности у видов, разводимых в условиях неволи. Более того, лишь на основе этих данных можно создать для них оптимальные условия существования. Такого рода задача является крайне актуальной, так как до сих пор, в связи с

---

[1] Так, например, различия в интенсивности обмена у двух видов хорьков несомненно связаны с отличиями в потребности в корме и т. д.

недостаточно дифференцированным подходом к их содержанию, даже такие сравнительно давно разведенные в неволе формы, как соболь и куница или серебристо-черная и чернобурая лисы, размножаются в этих условиях далеко не одинаково успешно. Ряд других примеров подобного рода, касающихся некоторых близких видов, содержащихся в неволе в зоофермах, зверосовхозах и зоопарках, нами приводились в начале этой статьи.

Поэтому мы надеемся, что приведенный материал по двум видам хорьков заинтересует в первую очередь работников этих производственных учреждений и обратит их внимание на необходимость более детального сравнительного изучения содержащихся в неволе близких форм хищных млекопитающих для улучшения системы их содержания.

Литература

1. Бируля Н., Экологические закономерности распространения малого суслика в пространстве.— Сб. Ин-та зоологии МГУ, 3, 1936. — 2. Волчанецкий И., К биологии степного хорька. Материалы к познанию фауны Н. Поволжья, III, 1929.— 3. Волчанецкий И., Матеріали з биологіі степового тхора. Тр. Зоол. биол. ин-та Харьк. гос. ун-та, 4, 1937.—4. Gerstell R., The value of groundhog holes as winter retreats for rabbits. Penns. Game News, 9, 1939. —5. Дарвин Ч., Изменения животных и растений под влиянием одомашнивания, 11, 20, 1928.—6. Dice L., Ecological and genetic variability within species of Peromyscus. Amer. Nat., LXXXIV, 752. 1940.— 7. Зверев М., Материалы по биологии и сельскохозяйственному значению в Сибири хорька и других мелких хищников из семейства Mustelidae. Тр. по защит. растен. Сибири, 1/8, 1931. — 8. Калабухов Н., Закономерности массового размножения мышевидных грызунов. Зоолог. журн. XIV, 2, 1935.— 9. Его же. Физиологические особенности близких видов животных. Успехи соврем. биол., V, 2, 1936. — 10. Его же. Some physiological adaptations of the mountain and plain forms of the wood-mouse and of other species of mouse-like rodents. J. Anim. Ecol., 6, 2, 1927.— 11. Его же, Суточный цикл активности лесных мышей и сусликов. Вопр. эколог. и биоценол., 7, 1939.— 12. Его же. Особенности реакции лесных и желтогорлых мышей и малого и крапчатого сусликов на градиент температуры. Зоолог. журн. XVIII, 5, 1939. — 13. Его же, Соотношение термотактического оптимума и критической температуры млекопитающих. Успехи совр. биол., X, 3, 1939.— 14. Его же, Адаптивное значение чувствительности организма к внешним факторам. Журн. общей биол., 1, 2, 1940.— 15. Его же. Физиологические особенности близких форм животных. Успехи современ. биолог., XIII, 3, 1940.— 16. Калабухов Н. и Раевский В. В., Млекопитающие Донецкого округа Северо-Кавказского края. Изв. Сев.-Кав. станц. защ. раст., 5, 1930.—17. Miller G., Catalogue of Mammals of Western Europe, London, 1912.— 18. Наумов Н., К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов. Уч. записки МГУ, 13, 1937.— 19. Новиков Г., Европейская норка. Л., 1939.— 20. Огнев С., Звери Вост. Европы и Сев. Азии, II, 1931.— 21. Pitt F., Notes of the genetic behaviour of certain characters in the polecat, ferret and in polecat-ferret hybrids. Journ. Genet., XI, 2, 1921.— 22. Pocock R., The polecats of the genera Putorius and Vormela in the British Museum. Proc. Zool. Soc., IV, 1936. — 23. Пономарев А., Суточный цикл соболя, лесной и каменной куниц и харзы (в печати).—24. Свириденко П., Размножение и гибель мышевидных грызунов. Труды по защите растен., IV, 3, 1934.— 25. Его же. Степной хорек и его сельскохозяйственное значение в борьбе с грызунами. Тр. по защите растен., IV, 4, 1935.— 26. Слоним А., К сравнительной физиологии регуляции обмена веществ в животном организме. Арх. биол. наук, 50, 1—2, 1938.— 27. Стрельников И., Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР, Отд. биол., 1940. — 28. Sumner F., Genetic distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (Percimyscus). Bibliogr. Genet., IX, 1932.— 29. Timofeeff-Ressovsky N., Genetik und Evolutionsforschung. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1939.— 30. Тихвинский В., Хорь, горностай, ласка. КОИЗ, 1937.— 31. Янушко П., Смертность полевок в природе в условиях степных районов Предкавказья и влияние на нее хищников. Зоолог. журн., XVII, I, 1938.

THE PECULIARITIES OF THE ACTIVITY RHYTHM AND TEMPERATURE PREFERENCE IN COMMON AND STEPPE POLECATS

(Putorius putorius L. and P. eversmanni Less.)

By N. KALABUKHOV

(Laboratory of Ecology, Zoopark of Moscow)

SUMMARY

1. Author has studied the diurnal activity and temperature preference in two closely related forms of the polecats — Putorius putorius L. and P. eversmanni Less. by means of technique formerly described (Kalabukhov 1939 a, b) with some improvements connected with the large size and other peculiarities of these mammals (see also fig. 1).

2. It has been established that the steppe polecat — Putorius eversmanni Less. has not a such strictly expressed nocturnal activity cycle as the second form — P. putorius L. (see tables 2 and 3, and fig. 4). The activity cycle of young polecats (P. putorius) as well as the difference in diurnal activity of adult males and females was also investigated (see table 1, 2, and 3 and fig. 2).

3. Two forms of polecat differ also in their temperature preference (see fig. 5 and table 4), as well as in their intensity of exchange, studied by determining of weight loss during 10-hours fasting (see table 5).

4. Author has studied by similar technique the activity and temperature preference in the albino ferret Putorius furo L. (see table 6 and fig. 5—6).

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Ответственный редактор акад. *С. А. Зернов*

Подписано к печати 15/VI 1943 г. Л-42317. Печ. л. 4.
Уч. изд. л. 6. Тираж 1350. Цена 8 руб. Заказ № 279

18-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., д. 10.

Цена 8 руб.